(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Marburg)

Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie des *Stentor coeruleus* mit besonderer Berücksichtigung seiner kontraktilen und konduktilen Elemente

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

einer Hohen Philosophischen Fakultät
der Philipps-Universität zu Marburg

vorgelegt von

Dr. med. Klaas Dierks
approb. Arzt aus Geestemünde

Jena
Gustav Fischer
1926

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41554609_0039

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Marburg)

Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie des *Stentor coeruleus* mit besonderer Berücksichtigung seiner kontraktilen und konduktilen Elemente

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

einer Hohen Philosophischen Fakultät
der Philipps-Universität zu Marburg

vorgelegt von

Dr. med. Klaas Dierks
approb. Arzt aus Geestemünde

Jena
Gustav Fischer
1926

Von der Fakultät angenommen am 26. Juni 1925.

Berichterstatter: Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. **E. Korschelt.**

Erscheint auch im
Archiv für Protistenkunde Bd. 54 1926.
Herausgegeben von M. Hartmann in Berlin-Dahlem und A. Pascher in Prag.
Verlag von Gustav Fischer, Jena.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Inhaltsübersicht.

Seite

I. Einleitung 2
II. Material und Methoden 3
III. Myoneme 3
1. Allgemeine Betrachtungen über Protoplasma und Myoneme 3
2. Historisches über *Stentor*-Myoneme und ihre biologische Bedeutung 4
3. Myonemkanäle 8
4. Lage, Verlauf und Verzweigungen der Myoneme und ihre biologische Bedeutung 11
5. Protoplasmadifferenzierung am unteren *Stentor*-Pol und seine Beziehungen zum Fuß des Tieres 19
6. Mechanik der Festheftung bei *Stentor coeruleus* 20
7. Feinere Struktur der Myoneme 22
a) Quer- und Längsschnitt 22
b) Myonemquerstreifung 26
8. Atypische Myonemformen 30
IV. Neuroide (Neurophane) 32
1. Allgemeine Betrachtungen 32
2. Reizleitungsstrukturen bei Pflanzen 33
3. Einige historische Daten über Reizleitungen bei Protozoen 36
4. Gestalt und Lage der Neuroide und ihre Unterscheidung von den Myonemen 39
a) Dicke 39
b) Schlängelung 41
5. Topographische und funktionelle Beziehungen zwischen Neuroid und Myonem 43
6. Neuroidknöpfchen und ihre Deutung 43
7. Einfluß von 0,4 proz. Na_2SO_4-Lösung auf die Motilität von *Stentor coeruleus* 45
8. Reaktion von *Stentor coeruleus* auf Induktionsströme 47
9. Amerikanische Arbeiten über das Neuromotorsystem bei Protozoen 48
10. Schlußbetrachtungen 52

Seite
V. Peristomfeld, Cytostom und Cytopharynx 53
1. Peristommembranellen und ihr innerplasmatischer Basalapparat . 53
a) Ihr morphologischer Aufbau 53
b) Ihre physiologische Bedeutung 60
2. Gestalt und Aufbau von Peristomfeld, Cytostom und Cytopharynx 62
3. Ihre Funktion mit besonderer Berücksichtigung des Nahrungsauswahlvermögens 69
VI. Zusammenfassung 79
VII. Buchstabenerklärung 83
VIII. Literaturverzeichnis 84
IX. Tafelerklärung 89

I. Einleitung.

Die Kenntnis der Peristom- und Mundverhältnisse von *Stentor coeruleus* blieb trotz häufiger und eingehender Untersuchungen unvollständig. Das Bestreben, diese Lücke in der *Stentor*-Morphologie nach Möglichkeit auszufüllen, gab Herrn Geh. Rat KORSCHELT Veranlassung, mich zu der vorliegenden Arbeit anzuregen. Im Laufe der Untersuchungen wurden außerdem feine morphologische Strukturen beobachtet, deren offenbar nicht geringe biologische Bedeutung mir eine eingehendere Beschreibung gerechtfertigt erscheinen ließ.

Für unerläßlich hielt ich eine ausreichende bildliche Darstellung des Gefundenen. Die Zeichnungen wurden von mir persönlich angefertigt, die Mikrophotogramme nach eigenen Präparaten mit freundlicher Unterstützung von Herrn Dr. BRAMMER hergestellt.

Die Physiologie des Tieres wurde soweit berücksichtigt, als sie zum Verständnis bestimmter anatomischer Erscheinungen von Bedeutung schien.

II. Material und Methoden.

Das Material zu den vorliegenden Untersuchungen stammt aus den Teichen des botanischen Gartens der Universität Marburg und den stehenden Gewässern der Umgebung.

Zur Konservierung dienten Zenker's und Flemming's Gemisch. Die Schnittserien wurden in einer Dicke von 2 Mikron hergestellt. Zu ihrer Färbung wurde das Hämatoxylin-Eisen-Gemisch nach Heidenhain und die Mallory-Methode, eine Färbung, die in einer Beizung der Schnitte mit Phosphormolybdänsäure (nach Färbung mit Säurefuchsin) und einer Nachfärbung mit einem Gemisch von Anilinblau, Orange G, Oxalsäure und dest. Wasser besteht, benutzt.

III. Myoneme.

1. Allgemeine Betrachtungen über Protoplasma und Myoneme.

Unter der Fülle und Mannigfaltigkeit der Differenzierungserscheinungen bei *Stentor coeruleus* nehmen die Myoneme nicht den unwichtigsten Platz ein. Mit der Höhe seiner Organisation sind auch die physiologischen Leistungen dieses Infusorienkörpers höhere geworden. Und die Verknüpfung aller dieser Einzelfunktionen formt schon hier den Begriff der Individualität und betont, wenn auch noch bescheiden, den tierischen Charakter dieses Elementarorganismus.

Das Protoplasma ist kontraktil. Die Funktion des Myonems liegt in seiner Kontraktilität. Worin besteht nun aber trotz dieser physiologischen Homogenität der Unterschied beider und damit der Sinn und die biologische Bedeutung dieser spezifischen Differenzierung? — Das Protoplasma ist amorph, sein Derivat, das Myonem, ein Formelement. Darauf basiert zunächst die morphologische Verschiedenheit. Vermittelt somit das diffuse Kontraktionsvermögen des Protoplasma eine ungeordnete apolare Bewegung und wird diese durch seine fortgeschrittenere Differenzierung, durch das Myonem, zu einer polar und eindimensional orientierten, so liegt darin vielleicht der Sinn und die Bedeutung ihrer physiologischen Verschiedenheit. Die Konstanz der Bewegungsrichtung ist es, die das Myonem sichert. Und darauf begründet sich der funktionelle Unterschied von Myonem und Protoplasma schlechthin.

2. Historisches über *Stentor*-Myoneme und ihre biologische Bedeutung.

Die Entdeckung der *Stentor*-Myoneme fällt in das Jahr 1857 und ist verknüpft mit dem Namen LIEBERKÜHN. Spätere Autoren, O. SCHMIDT (1864) und SIMROTH (1876) suchten sie vergeblich.

Forscher wie EHRENBERG (1838), O. SCHMIDT (1864) und KÖLLIKER (1864) hielten irrtümlicherweise die Rippenstreifen des *Stentor* für Myoneme.

Erst im Jahre 1870 konnte GREEFF die LIEBERKÜHN'sche Ansicht durch seine Untersuchungen stützen. Spätere Arbeiten von ENGELMANN (1875), WRZESNIOWSKI (1877), MAUPAS (1883), BRAUER (1885) und BÜTSCHLI bestätigten die LIEBERKÜHN'schen Angaben. Auch alle neueren Autoren treten für sie ein.

Die Existenz der Myoneme ventilierte die Frage nach der physiologischen Bewertung dieser Gebilde. Wenn auch heute die Kontraktilität, also die Muskelfunktion des Myonems erwiesen zu sein scheint, so hat es nicht an Stimmen gefehlt, die der Ansicht waren, den LIEBERKÜHN'schen Längsfasern Stützfunktion zuschreiben oder sie als elastische Fibrillen deuten zu müssen. Die Möglichkeit einer derartigen Erklärung steht in Widerspruch mit allen Beobachtungen am lebenden Tier und kann daher nach kritischer Würdigung ohne Bedenken eliminiert werden. Auf weitere theoretische Erörterungen nach dieser Richtung glaube ich daher verzichten zu können.

Reich ist die Literatur an Vermutungen, die Myoneme a priori als Muskelfasern in Anspruch zu nehmen, arm aber an stichhaltigen Beweisen. Das hat seine Gründe. Auf sie möchte ich erst später eingehen. Hier seien zunächst in knappen Umrissen Beobachtungen skizziert, die vorwiegend am lebenden Objekt gewonnen wurden.

STEIN glaubte den Infusorien Muskeln absprechen zu müssen. Verleitet dazu wurde er durch die Annahme, Muskeln setzten das Vorhandensein eines Nervensystems voraus; die Koexistenz beider Gebilde also sei prinzipieller Natur. Arbeiten von KÜHNE, die sich mit dem Problem der selbständigen Irritabilität der Muskelfaser befaßten und die Existenz von Nerven als notwendige Voraussetzung für die selbständige Erregbarkeit und Kontraktion der Muskelfasern in Abrede stellen, ließen STEIN seine bisherige Ansicht revidieren und zu dem Schluß kommen, „die Infusorien werden daher wohl mit Muskeln versehen sein können, obgleich ihnen bestimmt Nerven ganz und gar abgehen". Ob eine Behauptung, selbst wenn sie in

dieser bestimmten Form ausgesprochen wird, richtig ist, kann unmöglich a priori festgestellt werden; wie immer, sie muß bewiesen werden. Ich hoffe, das nächste Kapitel wird gerade in diesem Falle die Berechtigung dieser Forderung dartun.

Die muskulöse Natur der *Stentor*-Myoneme vertrat auch Ehrenberg. Im Innern von *Spongilla* beobachtete Lieberkühn einen parasitierenden *Stentor coeruleus*, dessen gleichförmige in der Richtung der Längsachse des Tieres scharf begrenzte Myoneme in der Ruhe etwas geschlängelt waren, während sie bei der Kontraktion gestreckte Form annahmen.

Johnson spricht sich ähnlich aus: „In the living *Stentor* the myonemes are hyaline, flexible and exceedingly contractile fibrils." An einer anderen Stelle sagt er: „It is exceedingly interesting to watch the action of these myonemes in a strongly-compressed *Stentor* as they alternately extend and contract; and no one who has once observed them under these conditions can doubt that they are responsible for the contractions of the animal."

Meine Untersuchungen können das bestätigen. In Übereinstimmung mit der Lieberkühn'schen Angabe sieht man die Myoneme bei der Kontraktion des Tieres bedeutend kürzer und dicker werden. Bei der Dilatation dagegen werden sie länger und schmäler. Engelmann kommt bei seinen Beobachtungen zu folgendem Schluß: „Es ist nach alledem kein Zweifel, daß man es hier mit reizbaren, echter Zuckungen fähigen Fibrillen zu tun hat und ebensowenig Zweifel, daß diese Fibrillen es sind, auf deren Verkürzung die Zuckungen des Leibes von *Stentor* beruhen."

Bei meinen Beobachtungen des lebenden Tieres fiel mir nicht selten ein Phänomen auf, das mir den ganzen Kontraktionsvorgang nicht unwesentlich zu komplizieren schien und dessen Deutung mir Schwierigkeiten bereitete.

An dem Hinterende des kontrahierten *Stentor* konnte ich wiederholt ein von der Norm abweichendes Verhalten der Myoneme feststellen. Wider Erwarten waren hier die kontraktilen Elemente nicht verdickt und verkürzt, wie es mir auf Grund anderer Beobachtungen selbstverständlich schien, sondern sie schienen nur passiv verlagert zu sein, d. h. sie waren stark wellig geschlängelt und scheinbar unverdickt. Das so kontrahiert vorgefundene Tier zog sich plötzlich zu meinem Erstaunen noch weiter zusammen. Erst diese „Superkontraktion" bewirkte dann die Geradstreckung und Dickenzunahme der Muskelfibrillen. Eine Deutung dieses merkwürdigen Verhaltens vermag ich nicht mit Sicherheit zu geben.

Zuhilfenahme und Durchsicht der Literatur ergaben, daß bereits STEIN, ENGELMANN, SCHMIDT und BÜTSCHLI dieselbe Beobachtung machten, die STEIN durch eine Abbildung illustrierte. ENGELMANN bringt dieses Phänomen in Zusammenhang mit dem Grad der Kontraktionsintensität. Bei nicht plötzlicher Zusammenziehung, sondern „bei langsamer und allmählicher, bleiben die Fibrillen auch bei intensiv kontrahiertem *Stentor* stark wellig geschlängelt und unverdickt". Weiteres Zusammenzucken ergab dieselben Bilder, die ich beobachtete. Gleiche Erfahrungen machte O. SCHMIDT, der mit ENGELMANN der Ansicht ist, die langsame Kontraktion gehe ohne Myonembeteiligung vor sich.

Ohne eine Erklärung seiner Versuche zu geben, schreibt BÜTSCHLI: „Meine Erfahrungen bestätigen die kontraktile Natur der Fibrillen des *Stentors* durchaus. Wird ein *Stentor* etwas gepreßt, wobei er sich stets mehr oder weniger kontrahiert, und die Myoneme, da die Ausstreckung des Thieres erschwert ist, bald die geschlängelte Form annehmen, so sieht man bei jedem genügend kräftigen Induktionsschlag sofort Geradstreckung, also Verkürzung und deutliche Verdickung der Fibrillen eintreten."

Die kontraktile Natur der Myoneme ist damit schwerlich zu bezweifeln. Es sind vielleicht die primitivsten Vertreter der Muskelfasern. So sagt W. J. SCHMIDT in seinem neu erschienenen Buch „Die Bausteine des Tierkörpers im polarisierten Lichte": „Mit den Myonemen der Protozoen begegnen uns zuerst kontraktile Fibrillen, d. h. faserige Bildungen, die sich unter Zunahme der Dicke verkürzen können."

Wenn es richtig ist, daß die langsame Kontraktion des *Stentor* ohne Myonembeteiligung vor sich geht, die rasche und kräftige aber ihre Existenz notwendig macht, so findet darin vielleicht das Kontraktionsvermögen des Protoplasma isoliert einen sinnfälligen Ausdruck. Und es scheint mir nicht unberechtigt, in der verschiedenen Größe der Energieumwandlung innerhalb des Protoplasma und Myonems eine Funktion der Organisation im Sinne einer fortgeschritteneren Differenzierung zu erblicken.

Vielleicht bekommen durch diese Überlegungen die Ausführungen zu Beginn dieses Kapitels Gestalt.

Es fehlt nicht an experimentellen Stützen für die Muskelfunktion der Myoneme. Wenn auch die Untersuchungen KÜHNE's nicht an *Stentor* angestellt wurden, sondern an Verwandten dieses Infusors, so ist nicht einzusehen, weshalb die Ergebnisse für *Stentor* anders ausfallen sollten. Ich möchte sie daher kurz erwähnen.

Kühne ging von dem Gedanken aus, ob die Muskelbewegung und die bekannten Amöbenbewegungen nicht im Grunde dasselbe seien, scheint doch dem äußeren Anschein nach eine Übereinstimmung beider Phänomene vorzuliegen. Zur Klärung dieser Frage prüfte er die Reaktion der kontraktilen Amöbensubstanz auf Induktionsströme und verglich sie mit dem Verhalten höherer mit Myonemen versehener Infusorien, den Vorticellen. Auf Amöben blieben stärkste Induktionsströme völlig wirkungslos. Ganz anders das Verhalten der Vorticellen, die bei Durchströmung heftig zusammenzuckten. Während der Stromwirkung war das Tier festgebannt an seiner Unterlage, die Glocke kugelförmig zusammengeballt und die Wimpern eingeschlagen. Fiel der Reiz weg, so trat eine langsame Dilatation des Stieles ein, die Mundwimpern kamen wieder zum Vorschein und das Verhalten des Tieres unterschied sich in nichts von dem vor der Reizung.

Wie vorsichtig man in der Bewertung dieser elektrischen Reizungsversuche sein muß, geht aus der einfachen Überlegung hervor, es könnte sich hier um eine indirekte Reizung des kontraktilen Elementes durch den Induktionsstrom, um die Reaktion des ganzen Tieres handeln. Es stellte sich aber heraus, daß auch isolierte kopflose Stiele auf einen elektrischen Reiz hin zusammenfuhren. Chemischen Agentien gegenüber verhielten sich die Vorticellenstiele in vieler Hinsicht genau wie ein Froschmuskel.

Kühne kommt schließlich zu folgendem Resultat: „Der Stiel der Vorticellen verhält sich also ganz wie ein Froschmuskel, er kann durch den Reiz elektrischer Stromesschwankungen, auch isoliert von dem übrigen Thiere, zum Zucken, ja selbst zur tetanischen Verkürzung gebracht werden."

Liegt somit, wie ich glaube, kein Grund vor, die Muskelnatur des Fadens im Vorticellenstiel in Abrede zu stellen, so gilt auf Grund von Untersuchungen Roesle's dasselbe für die *Stentor*-Myoneme.

Wie bei den Vorticellen wurde auch hier schon der eben wirksame Induktionsstrom mit momentanem und raschem Zusammenzucken beantwortet, das nach Ansicht Roesle's wohl ausschließlich durch Kontraktion der Myoide bedingt sein dürfte. Nach der Reizung streckte sich das Tier wieder in bekannter Weise. Verlief der Strom in der Richtung der Längsachse des Tieres und schräg zu ihr, so erfolgte die Reaktion. Querdurchströmungen ließen das Tier unbehelligt. Das ist auffallend und nicht uninteressant, lehrt doch die Physiologie, daß der Wirbeltiermuskel für elektrische Ströme,

die genau senkrecht zu seiner Faserrichtung verlaufen, gänzlich unerregbar ist. So liegt hier in physiologischer Hinsicht eine weitgehende Analogie zwischen *Stentor*-Myonem und Vertebratenmuskel vor. Natürlich reicht sie nicht aus, Myonem und Metazoenmuskel zu identifizieren, berechtigt aber nach meinem Dafürhalten immerhin, beiden Gebilden denselben funktionellen Wert beizulegen. Daß auch die feinere Struktur des Myonems nicht gerade in Widerspruch steht mit dem histologischen Befund eines quergestreiften Metazoenmuskels, das möchte ich weiter unten dartun.

3. Myonemkanäle.

Die Myoneme liegen im Ectoplasma, allseitig von Protoplasma umgeben und stehen mit ihm in innigster Berührung.

Damit stehe ich in Widerspruch mit einigen Autoren (Bütschli, Schewiakoff und Schröder), die einen Myonemkanal gefunden haben wollen.

Bütschli und Schewiakoff geben unter den Zwischenstreifen den Verlauf eines Myonemkanals an, innerhalb dessen ein Längsmyonem liegt. Der Zwischenstreifen „erscheint daher im optischen Schnitt wie ein mit heller, jedenfalls flüssiger Masse erfüllter Kanal".

O. Schröder will die Myonemkanäle an lebenden *Stentoren* nicht nur bei der Flächenansicht, sondern viel besser noch im optischen Querschnitt gesehen haben. An fixierten Präparaten kamen sie ihm noch deutlicher zu Gesicht. Die Endigungen der Myoneme und ihrer Kanäle verschweigen die Autoren. Gerade ihre Beschreibung scheint mir für das Verständnis nicht nebensächlich.

Ein Vergleich ihrer bedauerlicherweise scheinbar sehr stark schematisierten Abbildungen lassen Widersprüche erkennen.

Die Myoneme von Bütschli und Schewiakoff liegen „in der an die Cilienfurche grenzenden Region dieses Kanals". Sie bilden so einen Teil seiner Seiten- und Innenwandung, während die Außenwandung keine Berührung mit dem Myonem aufweist. Schröder ist anderer Ansicht. Seine Myoneme haben Beziehungen mit den Zwischenstreifen, sie sind mit ihrer Außenkante an sie angeheftet. „Wir haben uns daher in den Zwischenstreifen längs gerichtete Bänder der Alveolarschicht zu denken, die in besonderer Weise differenziert sind und sich vermutlich durch bedeutendere Festigkeit auszeichnen."

Die vage Ausdrucksweise in bezug auf die Zwischenstreifen verrät nur zu deutlich den schwachen Boden, auf dem diese An-

gaben stehen. Hinzu kommt, daß die Kanäle nach seinen Abbildungen nur etwa zu einem Drittel vom Myonem ausgefüllt werden. Über den Inhalt der vom Myonem nicht eingenommenen Kanallichtung sagt der Autor nichts.

Im Sinne Schröder's äußert sich auch Roskin: „Bei *Stentor* finden sich Myoneme, entsprechend den längsgestellten Cilienreihen unter den Basalkörperchen im Innern von deutlichen Ectoplasmakanälchen".

Im ersten Teil seiner neu erschienenen „Allgemeinen Biologie" zitiert Hartmann die Roskin'sche Arbeit und spricht im Sinne Roskin's von einer „Kanalflüssigkeit".

Nach sorgfältiger Durchsicht der Literatur scheinen nur Schröder und Roskin die Befunde Bütschli's und Schewiakoff's zu bestätigen, während Johnson, Delage und Hérouard, Maier, Neresheimer und andere Autoren die Existenz eines Myonemkanals in Abrede stellen.

In einer ausführlichen Arbeit über die Morphologie und Biologie des *Stentor* präzisiert der Amerikaner Johnson seine Ansicht über die Myonemkanäle so: "Although I have searched for it repeatedly, I have been unable to find the least evidence of such a structure, either in optical or actual sections".

Wenn Maier die Myoneme ebenfalls dicht unter der Oberfläche im Ectoplasma fand, so konnte er „nie, weder beim lebenden Tiere, noch auf gefärbten Präparaten etwas von einem Kanal beobachten". Ebensowenig fand Neresheimer dieses Phänomen.

Bezüglich dieser Kontroversen scheint es mir hier angebracht, kurz auf die Stellungnahme zweier französischer Autoren zu dieser Frage hinzuweisen. Delage und Hérouard scheinen zwar „Kanäle" gefunden zu haben, deuten sie jedoch als Kunstprodukte. In ihrem „Traité de Zoologie concrète" heißt es: „Il semblerait que l'ectoplasme qui devrait occuper la place de ce canal se soit condensé en cette fibrille, laissant par suite de cette condensation un espace vide qui serait la cavité du canal".

Auf Grund meiner Untersuchungen muß ich mich in der Myonemkanalfrage den Gegnern Bütschli's und seiner Anhänger anschließen. Die Ansicht der französischen Autoren steht meiner Meinung am nächsten. Durch sorgfältige Beobachtung des lebenden Tieres und genaue Durchmusterung der fixierten Präparate bin ich zu der Ansicht gekommen, daß es sich bei den Myonemkanälen um Schrumpfungsresultate, um Artefakte handelt. Am lebenden Objekt ist mir nie

ein Kanal zu Gesicht gekommen. Ganz vereinzelte Präparate zeigten etwas, das man, wenn man unbedingt will, höchstens als einen plasmafreien Ring um das Myonem deuten kann. Das waren aber ganz vereinzelte Bilder, die sich selbst in Serienschnitten nie wiederholten. Ein Myonemkanal im Sinne BÜTSCHLI's und SCHRÖDER's müßte aber gerade auf Serienquerschnitten lückenlos in die Erscheinung treten.

Die Myoneme stehen, wie schon erwähnt, in innigster Berührung mit dem Ectoplasma, Kanäle fehlen. Tafel 1 Fig. 6 zeigt das am deutlichsten. Wenn die Präparate, Taf. 1 Fig. 7, 8, auch keine reinen Querschnitte darstellen, so lassen auch sie nichts von Kanälen erkennen. Bei den quer geschnittenen Myonemen von Taf. 1 Fig. 5 sieht es, besonders bei dem links gelegenen, so aus, als sei der Kontakt mit dem umgebenden Protoplasma gelöst. Unschwer aber ist zu erkennen, daß hier von Kanälen mit eigenen Wandungen keine Rede sein kann.

Die Auffassung der Myonemkanäle als Kunstprodukte scheint mir die bestehenden Kontroversen zwanglos zu klären. Es will mir so scheinen, als sei diese Möglichkeit von den bisherigen Untersuchern nicht genügend bedacht und betont worden. Wenn auch bei den gebräuchlichen Fixierungsmitteln die typische Struktur im wesentlichen erhalten bleibt, so ist in diesem Falle vielleicht doch die Prozedur des Fixierens und Einbettens verantwortlich für die atypischen Kanalbilder. Das Protoplasma hat sich durch Schrumpfung von dem Myonem retrahiert. Sein Kontakt mit den Muskelfibrillen ist überall oder nur teilweise gelöst (cf. Widersprüche in BÜTSCHLI's und SCHRÖDER's Abbildungen). So ist der helle protoplasmafreie Hof um das Myonem das Resultat einer Schrumpfung.

Diese Erklärung hat, wie ich glaube, einige Berechtigung und ist nicht von der Hand zu weisen, zumal sie einige Bestätigung zu erfahren scheint durch ganz ähnliche Erscheinungen in der Umgebung der Kerne. Die Präparate (Taf. 1 Fig. 1—4) erläutern das. Offenbar durch Schrumpfung hat sich das Protoplasma von den Kernen zurückgezogen. In Taf. 1 Fig. 1, 3 ist der Kontakt von Kern und dem umgebenden Protoplasma überall gelöst, während Taf. 1 Fig. 2, 4 noch Protoplasmabrücken erkennen lassen.

Diese Vakuolenbildung um die Kerne ist unnatürlich. Per analogiam sind auch, glaube ich, die Myonemkanäle als unter dem Einfluß der Präparation entstanden aufzufassen und als Kunstprodukte zu deuten, die im lebenden *Stentor* nicht vorkommen.

4. Lage, Verlauf und Verzweigungen der Myoneme und ihre biologische Bedeutung.

Für die physiologische Bewertung der Myoneme von Bedeutung ist ihr Verlauf. Seine richtige Deutung gibt zugleich die Antwort auf die Frage nach dem komplizierten Anheftungsmechanismus des *Stentor*.

Alle bisherigen Wiedergaben des Myonemverlaufes sind unvollständig und durchaus nicht einheitlich.

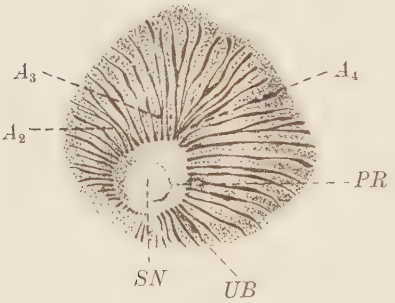
Nach meinen Untersuchungen beginnen die Myoneme isoliert im Ectoplasma als feine, mit stärksten Systemen eben noch wahrnehmbare Fibrillen am äußeren Peristomrand.

Schröder will am Rande des Stirnfeldes eine „allerdings sehr feine" Verbindung der Myoneme mit den Basalsäumen der Membranellen erkannt haben. Diese Ansicht scheint meines Wissens nur von Schröder allein vertreten zu werden. Ich habe diese Verhältnisse sorgfältig untersucht und nie auch nur andeutungsweise eine Verbindung von Basalsaum und Myonem finden können. Damit möchte ich diese Myonemfortsetzung über den Peristomrand hinaus nicht in Abrede stellen, nur weil ich sie nicht fand, muß aber gestehen, daß mir die Schröder'sche Abbildung (Fig. 8) sehr wenig eindrucksvoll erscheint. In dieser Ansicht stimme ich mit Brauer überein. Auch Johnson war es nicht möglich, den Befund Schröder's zu bestätigen. Über das Verhalten der Myoneme am Peristomrand äußert er sich so: "They always remain very indistinct towards the adoral zone and although I have been able to trace them up to it, I have not seen the manner of their ending there."

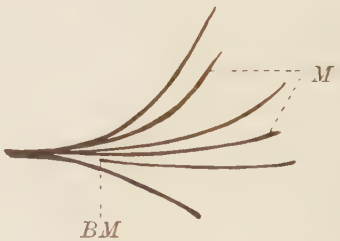
Vom äußeren Peristomrand verlaufen die kontraktilen Fibrillen unter den Zwischenstreifen abwärts, werden allmählich dicker und streben dann konvergierend dem Fußende des *Stentor* zu. Ihr Verlauf ist dabei kein isolierter und gesetzmäßiger; die Myoneme anastomosieren und verzweigen sich willkürlich. Besonders das Hinterende ist ausgezeichnet durch zahlreiche Myonemgabelungen und Verzweigungen (Textfig. A). Eine beträchtliche Anzahl der Myoneme erreicht den unteren Pol des Tieres nicht; die Muskelfibrillen vergesellschaften sich. Die Abbildung zeigt außer Anastomosen von zwei (Textfig. A A_2) und drei (Textfig. A A_3) Myonemen eine Verschmelzung von vier Muskelfibrillen (Textfig. A A_4). Sogar eine Vereinigung von fünf Myonemen (Textfig. B) konnte ich am lebenden Tier beobachten.

Diese Dinge sind bekannt.

Schon LIEBERKÜHN, STEIN und GRUBER machten ähnliche Beobachtungen. Bestimmter sind die Angaben von BRAUER, der bei *Stentor coeruleus* ein Myonem sah, das in seinem Verlauf 10 Seitenzweige aussandte. BÜTSCHLI gibt an, daß besonders am Hinterende von *Stentor* benachbarte Myoneme anastomosieren, um sich im weiteren Verlauf wieder zu gabeln. Nach Angaben von SCHUBERG sollen die genannten Autoren in dem atypischen Myonemverlauf ein „regelmäßiges Organisationsverhältnis" übersehen haben, das allerdings „nicht zu allen Zeiten in gleich deutlicher Weise hervortritt".



Textfig. A.



Textfig. B.

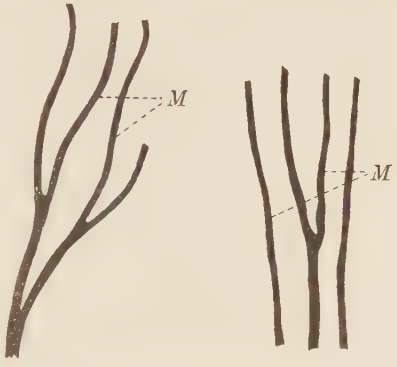
Textfig. A. Aufsicht auf den unteren *Stentor*-Pol. Die scheinbar abrupt endigenden und teilweise gegabelten Wandmyoneme sind erkennbar. Der Saugnapf ist von einem Plasmaring umgeben. LEITZ Oc. 3; Obj. $^1/_{12}$ Hom. Immers. Apert. 1,20. A_2, A_3, A_4 Myonemverzweigungen. *PR* Protoplasmaring. *SN* Napfartige Vertiefung am *Stentor*-Fuß. *UB* Umbiegungsstelle der Wandmyoneme in das Innere des Tieres.

Textfig. B. Ein Myonem aus der Nähe des unteren *Stentor*-Pols mit fünf Ästen, das sechste Myonem scheint blind zu endigen. LEITZ Oc. 3; Obj. $^1/_{12}$ Hom. Immers. Apert. 1,20. *M* Myonem. *BM* Blind endigendes Myonem.

SCHUBERG faßt die Myonemverzweigungen zusammen in dem Begriff „Verästelungszone" und meint damit eine Körperregion, die in Form eines spitzwinkligen Dreiecks durch zwei Myoneme begrenzt wird. Die Spitze des Dreiecks zeigt nach dem Fußende des Tieres, die Basis stellt einen Teil des Peristomrandes dar. Die innerhalb dieses Dreiecks verlaufenden Myoneme entspringen sämtlich als Abzweigungen, von denen etwa 20—40 festgestellt wurden, eines der beiden „Grenzstreifen" des Dreiecks, während der andere astlos peristomwärts zieht. In Einklang mit SCHUBERG steht SCHRÖDER. Auch er will die gesetzmäßige Myonemverzweigung im Sinne SCHUBERG's gefunden haben. Eine weitere Würdigung in der Literatur erfuhr scheinbar die „Verästelungszone" nur noch durch JOHNSON: "I found the ramifying zone very constantly present in the *Blue Stentor*. In a few cases, however, careful examination has failed

to reveal it; and in other species the striation is so obscure as almost to preclude its discovery."

Leider war es mir trotz sorgfältiger Untersuchungen nicht möglich, die Schuberg'schen Angaben zu bestätigen. Ein Vergleich meiner Textfig. C mit der sog. „Verästelungszone" macht das verständlich. Statt eines regulären und konstanten Organisationsverhältnisses fand ich die Myonemverzweigung irregulär und willkürlich. Wenn ich auch Myonemverästelungen am lebenden und konservierten Tiere (Textfig. A, B, C, D, E a, E b) wiederholt beobachten konnte, so war es mir nie vergönnt, in ihrer Lage und Gestalt genaue Konstanz und Gesetzmäßigkeit zu erblicken. Textfig. D zeigt eine einfache Myonemgabel, Textfig. C eine symmetrische Doppelverzweigung. Die Willkür in der Myonemverzweigung sollen die Textfig. E a u. b illustrieren, die nach dem lebenden Objekt angefertigt wurden. Oralwärts wurden die Myoneme bis zum Peristomrand verfolgt. Ihren aboralen Verlauf weiter zu verfolgen, verhinderte leider die starke Bewegung des Tieres. Textfig. E a läßt vier Myonemgabeln erkennen, von denen die Schenkel der Gabel *A* nach dem Fußende des Tieres hin gespreizt sind. Die beiden Äste der Fibrille *B* umfassen die Myonemgabel *C*. Ich erwähnte oben (S. 12) bereits Bütschli, der Myonemanastomosen mit sekundärer Aufsplitterung angibt, also oral- und aboralwärts offene Myonemgabeln gesehen haben muß. Überzeugend läßt Textfig. E b, glaube ich, die Willkür in der Fasergabelung erkennen. Das Myonem Mg löst sich in drei Äste auf, von denen die beiden rechten wieder eine einfache isolierte Myonemgabel einschließen. Das scheint den bisherigen Untersuchungen entgangen zu sein.



Textfig. C. Textfig. D.

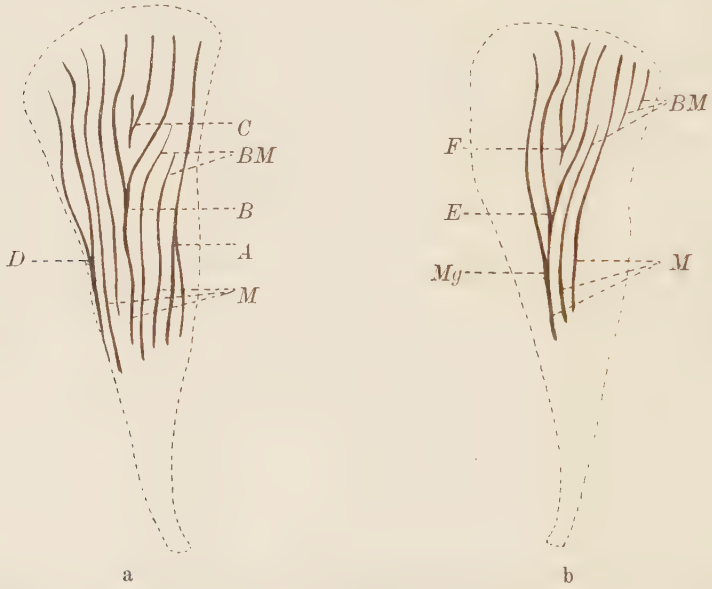
Textfig. C. Symmetrische Doppelverzweigung eines Myonems. Leitz Oc. 3; Obj. 1/12 Hom. Immers. Apert. 1,20. *M* Myonem.

Textfig. D. Eine einzelne Myonemgabel. Leitz Oc. 3; Obj. 1/12 Hom. Immers. Apert. 1,20. *M* Myonem.

Betonen möchte ich noch, daß die Gabeln *B*, *C*, *D* in Textfig. E a und *E*, *F* in Textfig. E b im oralen Körperpol des *Stentor*, in unmittelbarer Nähe des Peristoms liegen. So ist zwar das Fußende vorwiegend, aber nicht ausschließlich der Sitz von Myonemgabeln

und -verzweigungen. Ich stimme mit GRUBER überein, wenn er sagt, „... daß auch am normalen Tiere nach dem Vorderende zu sehr häufig Gabelungen der Körperstreifen und der Muskelfasern vorkommen".

Noch eine auffallende Erscheinung, die ich allerdings nur ganz vereinzelt beobachten konnte, zeigen die Textfig. B. E a u. b. Es sind blind endigende Myoneme (*BM*). In dieser Beobachtung stimme ich mit STEIN überein. Er sah häufig Myoneme, die das hintere Körperende (cf. Textfig. B, E b) nicht erreichten, sondern in einiger Entfernung von ihm ihren Lauf beendigten. Auch im vorderen Körperende (cf. Textfig. E a) ist dieses Phänomen von BRAUER beschrieben worden.



Textfig. E. Myonemgabelungen. Zur Übersicht ist die Gestalt des *Stentor* gestrichelt hinzugefügt (Lebendbeobachtung). LEITZ Oc. 3; Obj. $^1/_{12}$ Hom. Immers. Apert. 1,20. *A*, *B*, *C*, *D*, *E*, *F*, *Mg* Myonemgabeln. *M* Myonem. *BM* Blind endigende Myoneme.

Über die Ätiologie und biologische Bedeutung des unregelmäßigen Myonemverlaufes und seiner gelegentlichen vorzeitigen oralen und aboralen Endigungen sind die Ansichten sehr geteilt.

STEIN bezichtigt das Trauma als das ätiologische Moment. Nach seiner Deutung handelt es sich um Kunstprodukte, um „Folgen von Rupturen". Bei künstlichen Teilungsversuchen setzten GRUBER und SCHUBERG bewußt Läsionen und konnten so die STEIN'schen Ansichten

experimentell belegen. Allerdings sind die Gabelungen nach Ansicht Gruber's nicht nur pathologisch, sondern kommen auch am normalen Tier vor.

Für die vorzeitigen Myonemendigungen gibt Brauer eine Erklärung. Er ist geneigt, sie als „neue Anfänge von Fasern aufzufassen".

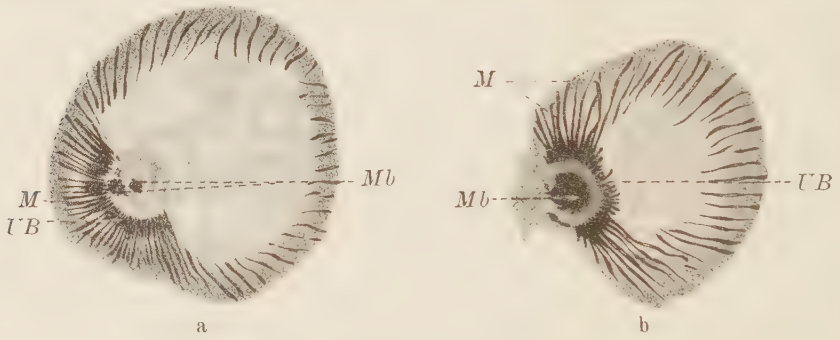
Eine Antwort auf die formale Genese des beschriebenen Myonemverlaufes zu geben, ist, glaube ich, nur möglich auf der Basis einer genauen Kenntnis der Myonementwicklung überhaupt. Solange sie nicht geklärt ist, dürften auch obige Angaben, so wertvoll sie auch sein mögen, kaum über den bescheidenen Rahmen des Hypothetischen hinauskommen.

Ein Trauma aber als ätiologisches Moment für die Myonemgabelungen heranzuziehen, scheint mir zum mindesten sehr gewagt. Nach Textfig. C, D liegen, glaube ich, nicht die geringsten Gründe für diese Annahme vor. Auch die Myonemgabelungen *A*, *B*, *C*, *D* in Textfig. E a und die Faserverzweigungen *E* in Fig. E b machen diesen Erklärungsversuch entbehrlich. Die abrupten Myonemendigungen *BM* in Textfig. E a u. b dagegen scheinen mir die Annahme von Artefakten im Sinne von „Narben" zu verlangen. So halte ich es nicht für ausgeschlossen, daß hier Micronekrosen vorliegen, die bioplastische Vorgänge auslösen; ist doch die Fähigkeit der Regeneration und damit der Rekonstruktion jeder Zelle angeboren, ererbt. Es würde sich demnach um eine noch nicht abgeschlossene oder um eine mißglückte Myonemregeneration, um einen unvollständigen Ersatz, um eine Subregeneration handeln (cf. Textfig. E a C u. Textfig. E b F).

Diese Auffassung steht allerdings in Widerspruch mit der Vorstellung von Arthur Meyer, der in den Muskel- und Nervenfibrillen alloplasmatische Gebilde erblickt, dynamische Organellen unveränderlichen morphologischen Charakters, die nicht aus ihresgleichen hervorgehen können, sondern stets ganz von neuem entwickelt werden. Daß diese traditionelle Anschauung schon von Maurer und einer Reihe neuerer Autoren durchbrochen wurde, lasse ich hier unberücksichtigt. Wollte man aber dieser Meyer'schen Ansicht beistimmen, so müßte man die genannten Myonemendigungen als einfache Amputationsstümpfe auffassen und würde so auf die alte Stein'sche Ansicht zurückkommen.

Ist so die traumatische Ätiologie der Myonemunterbrechungen kaum zu bezweifeln, so möchte ich es nicht für ausgeschlossen halten, daß auch normale Tiere diese Erscheinungen aufweisen.

Der Querschnitt des Myonems während seines Verlaufes ist nicht konstant, sein Durchmesser variiert. Brauer und Schröder machen gleiche Angaben. Die Fasern sind nach Brauer im Hinterende des *Stentor* am dicksten und sollen sich ungefähr vom Beginn des zweiten Körperdrittels an nach vorn verjüngen, um schließlich ganz zu verschwinden. Schröder beschreibt ein Schmälerwerden der Myoneme peristomwärts. Andere Autoren machen, soweit ich das aus der Literatur ersehen konnte, keine diesbezüglichen Angaben. Bis zum unteren Körperpol konnte Johnson die Myoneme verfolgen. War es ihm, wie oben erwähnt, nicht möglich, ihre adoralen Endigungen festzustellen, so ist seine Auffassung von Verlauf und Endigung der Myoneme am unteren Körperpol durchaus



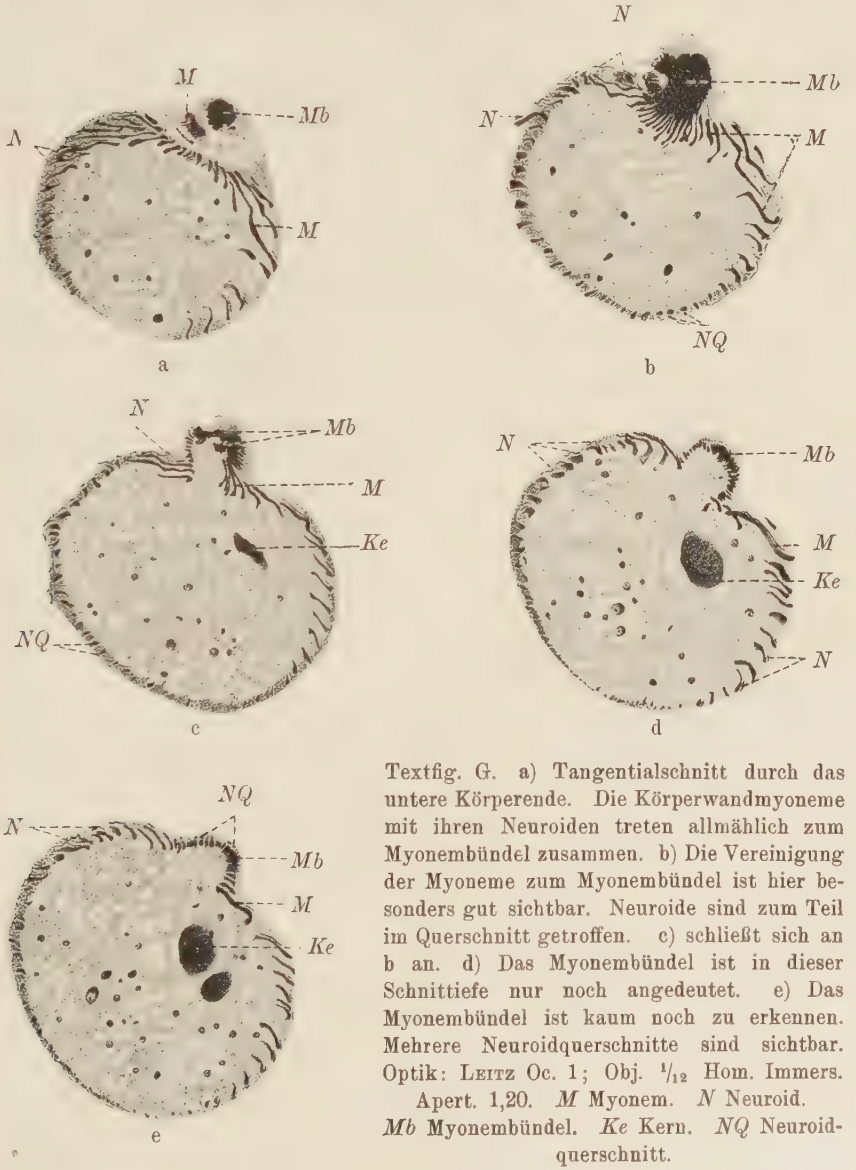
Textfig. F.

Unterer *Stentor*-Pol. a) Die Myoneme biegen um in das Innere des Tieres und bilden das Myonembündel, das hier nur eben angeschnitten ist. b) Die Myonemumbiegungsstelle und der Beginn des Myonembündels treten scharf hervor. Leitz Oc. 3; Obj. $^1/_{12}$ Hom. Immers. Apert. 1,20.

M Myonem. *Mb* Myonembündel. *UB* Umbiegungsstelle der Wandmyoneme in das Innere des Tieres.

irrig. Wenn der amerikanische Autor auch schreibt: "At the other extremity, however, the termination of the myonemes is evident enough", so täuscht er sich, wenn er fortfährt: "they end abruptly just at the edge of the pellicula bordering the naket protoplasm of the foot". Er verweist dabei auf eine Abbildung, die ungefähr meiner Textfig. A entspricht. Sie zeigt den unteren Pol des *Stentor*. Die Myoneme scheinen hier, wie auch Johnson irrtümlicherweise annahm, plötzlich abzubrechen und zu endigen. Textfig. F läßt das Irrtümliche an dieser Auffassung erkennen. Die Myoneme endigen nicht am aboralen Pol, wie man es nach Textfig. A vermuten sollte, sondern biegen plötzlich nach innen um, um im zentralen Cytoplasma

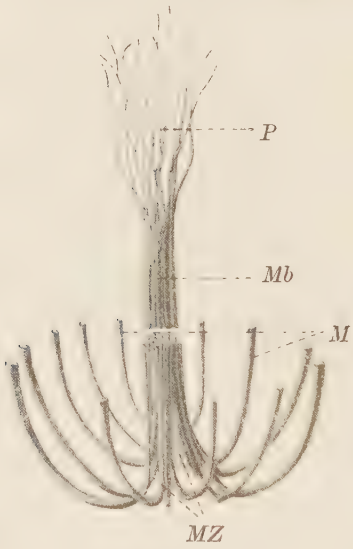
in Bündelform eng aneinander gelagert, wieder aufwärts in der Richtung des Peristoms zu verlaufen. Bald darauf wird dieses Myonembündel pinselartig aufgesplittert. Unter allmählicher Verjüngung verlieren sich dann die Endigungen der kontraktilen Fasern im zentralen Cytoplasma etwa in der Mitte des kontrahierten Tieres



Textfig. G. a) Tangentialschnitt durch das untere Körperende. Die Körperwandmyoneme mit ihren Neuroiden treten allmählich zum Myonembündel zusammen. b) Die Vereinigung der Myoneme zum Myonembündel ist hier besonders gut sichtbar. Neuroide sind zum Teil im Querschnitt getroffen. c) schließt sich an b an. d) Das Myonembündel ist in dieser Schnittiefe nur noch angedeutet. e) Das Myonembündel ist kaum noch zu erkennen. Mehrere Neuroidquerschnitte sind sichtbar. Optik: Leitz Oc. 1; Obj. $^1/_{12}$ Hom. Immers. Apert. 1,20. *M* Myonem. *N* Neuroid. *Mb* Myonembündel. *Ke* Kern. *NQ* Neuroidquerschnitt.

(Taf. 2 Fig. 14, 15). Während Textfig. F a nur eine schwache Andeutung des Myonembündels (*Mb*) zeigt, dafür aber die mit starker Konvergenz nach dem Zentrum des unteren Poles zueilenden Myoneme (*M*) wiedergibt, läßt Textfig. F b den fast vollständigen Bündelquerschnitt (*Mb*) erkennen. Die scheinbare Kontinuitätsunterbrechung der Myoneme *UB* in Textfig. F b kommt dadurch zustande, daß ihre Umbiegungsstelle vom Messer abgekappt wurde.

Bestätigt werden diese Angaben durch die Textfig. G a—e. Es handelt sich bei diesen Bildern um Schrägschnitte. Textfig. G b zeigt den kontinuierlichen Verlauf der Myoneme (*M*) bis zu ihrer Vereinigung zum Myonembündel *Mb*, während Textfig. G a mit Textfig. F b vergleichbar ist. Auch hier sind, wie in Textfig. F b die kontraktilen Fibrillen künstlich unterbrochen. Die Textfig. G c—e lassen sich sehr gut mit Textfig. G a vergleichen. Außer den Myonemen sind auf allen diesen Schrägschnitten feine geschlängelte Fibrillen, Neuroide (*N*), deutlich zu erkennen, von denen im nächsten Kapitel die Rede sein soll. Wie aus den Zeichnungen ersichtlich ist, begleiten sie die Myoneme. *NQ* in den Textfig. G b, c, e sind Neuroidquerschnitte.



Textfig. H. Schematische Rekonstruktion des Myonemverlaufes am unteren *Stentor*-Ende. *M* Myonem. *Mb* Myonembündel. *MZ* Myonemzelt. *P* Pinselartige Aufsplitterung des Myonembündels. Das Myonembündel ist künstlich unterbrochen gezeichnet.

Ich bin glücklicherweise in der Lage, den Quer- und Schrägschnitten ideale Längsschnitte und Mikrophotographien (Taf. 2 Fig. 14, 15, 16, 17) beifügen zu können. Die Kombination der Bilder aller drei Schnittrichtungen erst gibt eine klare Vorstellung von dem Verhalten der Myoneme am unteren *Stentor*-Pol. Fig. 1—4 der Taf. 1 lassen den Verlauf der Myoneme nach ihrer Umbiegung im Innern des Cytoplasma ebenso wie die Mikroaufnahmen Taf. 2 Fig. 14, 15, 16, 17 erkennen. Die kontraktilen Fibrillen laufen von außen nach innen oben und bilden so eine Art Myonemzelt (Taf. 1 Fig. 1 *MZ*, Taf. 2 Fig. 15, 16). Aus ihrer Aneinanderlagerung ent-

steht, wie oben erwähnt, das Myonembündel (*Mb*, Taf. 1 Fig. 1) Die dann folgende pinselartige Aufsplitterung habe ich in Taf. 1 Fig. 1 mit *P* bezeichnet. Kombination und logische Verknüpfung der zitierten Präparate und ihrer Mikroaufnahmen ließen das Schema Textfig. H entstehen. Dabei lag mir daran, dem Wesen des Schemas durch Weglassung alles Überflüssigen möglichst gerecht zu werden. So zeigt das Bild die Umbiegung der Wandmyoneme (*M*), die durch diesen Verlauf bedingte Myonemzeltbildung (*MZ*), das allmähliche Entstehen des Fibrillenbündels *Mb* und seine pinselartige Aufsplitterung *P*.

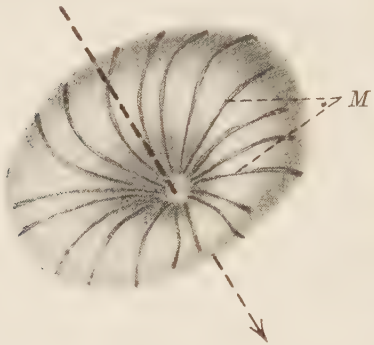
5. Protoplasmadifferenzierung am unteren *Stentor*-Pol und seine Beziehungen zum „Fuß“ des Tieres.

Eine Eigentümlichkeit des hinteren *Stentor*-Endes sei noch erwähnt. Wie aus Fig. 1—4 der Taf. 1 zu ersehen ist, läuft um den hinteren Pol des *Stentor* ein eigentümlicher protoplasmatischer Saum *S*, der sich deutlich durch seine feine Streifung von dem übrigen Protoplasma sondert. Auch die Mikroaufnahmen Taf. 2 Fig. 14, 15, 16, 17 zeigen diese Protoplasmaeigentümlichkeit. Fig. 2 Taf. 1 weist eine scheinbare Kontinuitätsunterbrechung dieses Saumes in Form einer kuppelförmigen Eindellung *SN* auf, die von dem Myonemzelt *MZ* überdacht wird. Dadurch sind auf den Längsschnitten zwei lippenartige Bildungen *Sl* (Fig. 2, 3, 4 Taf. 1) entstanden. Die Größe der Eindellungen auf den Schnitten Fig. 2, 3, 4 Taf. 1 variiert. Während Fig. 1 Taf. 1 überhaupt nichts davon erkennen läßt, ist die Plasmaaussparung in Fig. 2 am kleinsten. In Fig. 3 ist sie größer geworden, um in Fig. 4 an Größe wieder abzunehmen. Die folgenden Schnitte dieser Serie habe ich nicht wiedergegeben. Sie lassen, wie zu erwarten war, nach und nach diese Eindellung wieder ganz verschwinden. Ins Plastische übersetzt heißt das: Der lippenförmige Kreis ist geschlossen, die Kontinuität des Protoplasmasaumes ist damit sichergestellt und die Kuppelgestalt der Protoplasmaeindellung erwiesen.

Ein Vergleich dieser Verhältnisse mit der Textfig. A läßt die Saumlippen als geschlossenen Protoplasmaring *PR*, der die napfförmige Vertiefung *SN* einfaßt, wiedererkennen.

An dieser Stelle sei zur Illustration dieser Verhältnisse kurz eine Lebendbeobachtung eingeschoben. Bei Lähmungsversuchen an *Stentoren* machte ich einen Befund, der nicht nur diese morphologischen Tatsachen zu bestätigen scheint, sondern gleichzeitig einen

Einblick in die Funktion des bisher ungeklärten Myonemverlaufes am unteren *Stentor*-Pol gestattet. So gesellt sich zum anatomischen Substrat das physiologische Experiment. Das untere Ende eines *Stentor* war mir zugekehrt. Eine zufällig vorgenommene Änderung der Umgebungsflüssigkeit durch Chemikalienzusatz beantwortete das Tier mit einer krampfartigen prämortalen Kontraktion fast bis zur Kugelform. Deutlich konnte ich dabei eine nabelförmige Einziehung des unteren Poles im Sinne der Pfeilrichtung (Textfig. J) beobachten. Nach der Kontraktion zerfiel das Tier.



Textfig. J.

Textfig. J. Unterer Pol des *Stentor* (Lebendbeobachtung). Das Tier kontrahierte sich fast bis zur Kugelform und zog dabei sein unteres Ende in der Richtung des Pfeiles ein. LEITZ Oc. 3; Obj. $^1/_{12}$ Hom. Immers. Apert. 1,20. *M* Myonem.

Außer einer kurzen Notiz bei SCHRÖDER, der zwar ein Umbiegen der Myoneme angibt, über den weiteren Verlauf und über die Endigungen der Fasern aber keine Angaben machen konnte, scheint bisher in der Literatur die Frage nach dem Verlauf und Verbleib der *Stentor*-Myoneme unbeantwortet geblieben zu sein.

Auf den Verlauf der Peristom- und Cytopharynxmyoneme komme ich später zu sprechen.

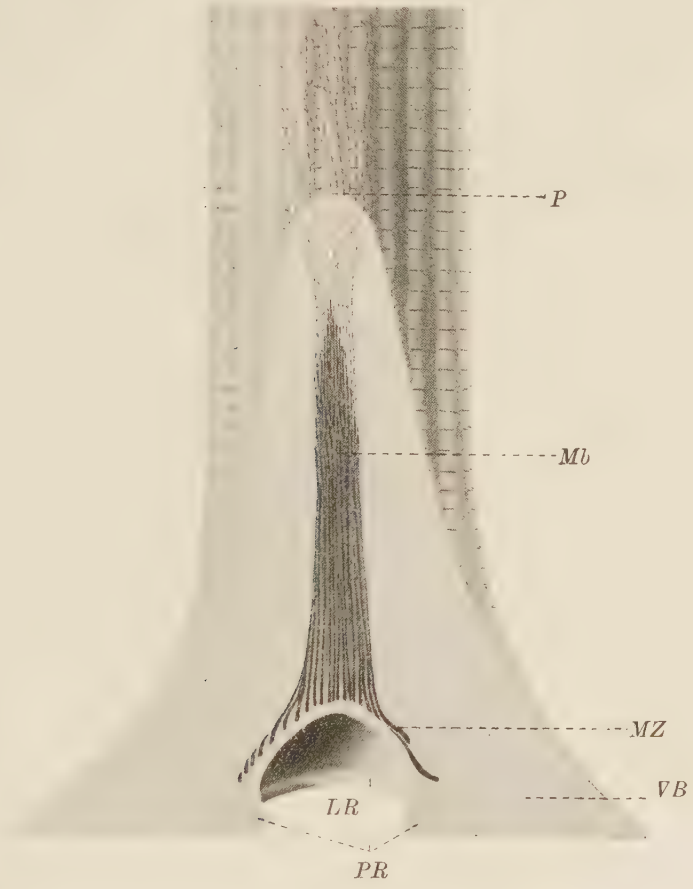
6. Mechanik der Festheftung bei *Stentor coeruleus*.

Aus der Feststellung der feineren morphologischen Verhältnisse der Fußregion des *Stentor*, wie es eben geschah, folgert unschwer ihre weitgehende Bedeutung für den Festheftungsvorgang des Tieres. Eine richtige Beurteilung des Anheftungsmechanismus auf Grund einer mikroskopisch nachgewiesenen morphologischen Basis liegt meines Wissens nicht vor.

Nach Ansicht der bisherigen Autoren heftet sich *Stentor coeruleus* durch Pseudopodien an seine Unterlage fest. JOHNSON schreibt ihnen sogar ein nicht geringes Maß von Sensibilität zu: "These minute processes are in all probability highly sensitive, and enable the animal to feel for a suitable place of attachment".

Nach DELAGE und HÉROUARD verankert sich der *Stentor* durch

Pseudopodien: „... et le cytoplasma sous-jacent émet de véritables pseudopodes qui servent à la fixation. Il peut, à volonté, faire cesser cette adhérence et nager à la recherche d'une nouvelle place."



Textfig. K.

Schematische Gesamtübersicht über den *Stentor*-Fuß und seinen Aufbau. Zum Verständnis der feineren inneren Bauverhältnisse ist ein Teil der unteren vorderen Körperwand so abgeschnitten, daß der Schnitt den Saugnapf halbiert.
Mb Myonembündel. *MZ* Myonemzelt. *P* Pinselartige Aufsplitterung des Myonembündels. *VB* Verbreiterung des unteren *Stentor*-Fußes zu beiden Seiten des Saugnapfes. *PR* Protoplasmaring. *LR* Luftleerer Raum unter dem Myonemzelt.

Mit Sicherheit habe ich Pseudopodien bei *Stentor coeruleus* nicht feststellen können. Wie man sich aber leicht am lebenden Objekt überzeugen kann, haftet ein *Stentor* außerordentlich fest an seiner

Unterlage. Es will mir deshalb fraglich erscheinen, in dieser festen Fixierung nur den Ausdruck einer Pseudopodienverankerung zu erblicken.

Nach meiner Überzeugung ist die Anheftung dieses Infusors zurückzuführen auf die Wirkung eines Saugnapfes. Ich komme damit auf die vermutliche physiologische Bedeutung des Protoplasmasaumes S in Fig. 1—4, Taf. 1, der, wie oben dargetan, in der Textfigur A als geschlossener Protoplasmaring imponiert.

Möglicherweise stellt diese eigentümliche Plasmaregion das Material dar für die Verbreiterung des *Stentor*-Fußes zu beiden Seiten des Saugnapfes (Textfig. K, *VB*), die beim freilebenden Tier verschwindet. Sollten wirklich Pseudopodien vorhanden sein, so ist der erwähnte protoplasmatische Saum vielleicht auch ihr Bildungsmaterial.

Es liegt, glaube ich, in dieser Auffassung kein prinzipieller Gegensatz zu der Meinung der früheren Autoren, sondern vielmehr eine Ergänzung. Ich komme deshalb zu dem Schluß, daß der Anheftungsmechanismus im wesentlichen als eine Saugnapfwirkung aufzufassen ist: Eine ringförmige Protoplasmalippe (*PR*, Textfig. A, K) umrahmt die Basis des Myonemzeltes (*MZ*, Textfig. K). Bei der Festheftung berührt das Tier mit seinem hinteren Pol die gewählte Anheftungsstelle. Durch die Kontraktion der im Innern des Infusors verlaufenden Myoneme, als deren punctum fixum ihre Aufsplitterung und ihr allmählicher Übergang in das Cytoplasma zu betrachten ist, entsteht das Myonemzelt (*MZ*, Textfig. K) und unter ihm ein luftleerer Raum (*LR*, Textfig. K). Nach physikalischen Gesetzen muß dann durch den atmosphärischen Druck die Unterlage an die Fußscheibe des *Stentor* gedrückt werden. Die Festheftung ist somit gesichert.

Sollte ein Pseudopodienapparat vorliegen, so dürfte diesem nur eine für die Fixierung des Tieres unterstützende Funktion zuzuschreiben sein.

7. Feinere Struktur der Myoneme.

a) Quer- und Längsschnitt.

Sucht man nun auf die Erörterung der einzelnen Eigenschaften und der feineren Merkmale der *Stentor*-Myoneme einzugehen, so beginnen die Widersprüche und Schwierigkeiten, namentlich wenn man ihren histologischen Aufbau in einer möglichst exakten Weise zu präzisieren sucht. In der Einleitung dieser Arbeit wurde darauf

hingewiesen, daß alle Untersuchungen an Objekten vorgenommen wurden, die sich in der Phase der Kontraktion befanden. Es ist meines Wissens ein bisher ungelöstes Problem, *Stentoren* in völlig gestrecktem Zustande, in der Phase der Dilatation, zu konservieren. So beziehen sich alle bildlichen Wiedergaben feinerer Myonemstrukturen von *Stentor* nur auf die Phase der Kontraktion. Ein Wechsel seines funktionellen Zustandes verlangt einen Wechsel in dem feineren morphologischen Aufbau eines Muskels. Und auch sein primitivster Vertreter, der Protozoenmuskel, dürfte diesem Gesetz unterworfen sein. Protozoen- und Metazoenmuskel, beide, ziehen ihren Untersuchern Grenzen. Auf der einen Seite die Schwierigkeit der mikroskopischen Beobachtung der Dilatationsphase, auf der anderen die sich völlig widersprechenden Angaben über die feineren Muskelstrukturen in der Kontraktionsphase.

Ich sagte, daß alle Versuche, *Stentoren* gestreckt zu konservieren, fehlschlugen. Diese technische Schwierigkeit aber, die uns hier auf dem Wege der Fragelösung entgegentritt, scheint bisher nicht gebührend beachtet und betont zu sein. Und gerade sie ist der Grund, weshalb allen Untersuchungen, die sich mit der feineren Myonemstruktur befaßten, nur bedingter Wert beigemessen werden darf.

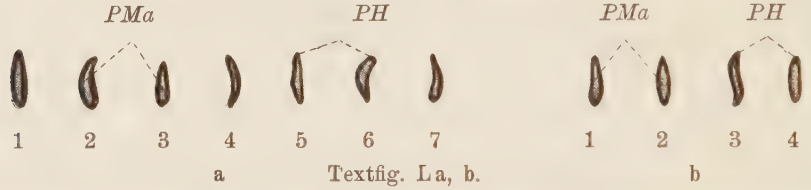
Worin die mikroskopischen Erscheinungen eines kontrahierten und eines dilatierten Myonems differieren, läßt sich vorläufig nicht sagen. Doch dürften die Abweichungen nicht sehr groß sein, so daß sich Untersuchungen nach dieser Richtung erübrigen. Immerhin würde ich nicht sonderlich überrascht sein, an völlig gestreckt konserviertem Material zu Resultaten zu kommen, die meinen heutigen Standpunkt über die feinere Myonemhistologie als unzureichend dartun.

Die *Stentor*-Myoneme stellen relativ breite und hohe Bänder dar (Textfig. U). Ihr Querschnitt hat die Form einer Ellipse, deren große Achse nach der Mittellinie des Tieres zeigt (Textfig. L $a_{1,3}$; L $b_{2,4}$). Nicht selten finden sich in den Präparaten Abweichungen von dieser Form. Der nach außen gerichtete Scheitelpunkt der Ellipse kann leicht zugespitzt erscheinen (Textfig. M a), während der nach dem Zentrum des Tieres gerichtete Scheitelpunkt eine plumpe Form annimmt. So entsteht eine beinah birnenförmige Gestalt, die Schröder allgemein für den Myonemquerschnitt als zutreffend annimmt. Andere Schnitte zeigen eine Ellipsenform, die nur seitlich etwas abgeplattet oder zusammengedrückt erscheint (Textfig. M b). Die Myoneme der Textfig. M c sind tangential angeschnitten. Wie die Querschnittsbilder (Textfig. L a, b und M a, b), so lassen auch diese

Figuren deutlich eine Differenzierung des Myonems in Plasmamark und Plasmahülle erkennen.

Trotz dieser Abweichungen innerhalb meiner Präparate möchte ich die Ellipsenform für den normalen Myonemquerschnitt annehmen.

Die Ansichten über diesen Gegenstand sind durchaus geteilt. Nach ENGELMANN sind die optischen Myonemquerschnitte „kleine scharf begrenzte Kreise". Eine wesentlich andere Vorstellung hat BRAUER. Auf wirklichen Querschnitten soll es sich um „fast rhombische Gebilde" handeln. MAIER beschreibt kreisrunde Querschnitte, ähnlich wie JOHNSON, der angibt: „. . . to me, however, the section has always appeared to have a circular outline." Wie schon erwähnt, gibt SCHRÖDER einen „ovalen oder eher birnförmigen Querschnitt des Längsmyonems" an. Mit NERESHEIMER und besonders



Textfig. La, b.

Myonemquerschnitte. Die Gestalt des Myonems und die Differenzierung seines Querschnittes in Protoplasmahülle und -mark sind erkennbar. LEITZ Comp. Oc. 6; Obj. $^1/_{12}$ Hom. Immers. Apert. 1,20.
PH Protoplasmahülle. *PMa* Protoplasmamark.

BÜTSCHLI bin ich gleicher Ansicht. Sie fanden die Myonemquerschnitte von *Stentor coeruleus* deutlich elliptisch und häufig abgeplattet.

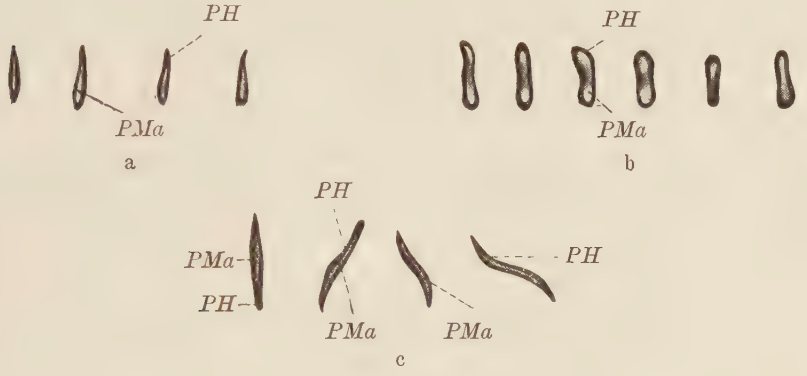
Wenn man sich fragt, wodurch die Verschiedenheit der Querschnittsbilder bedingt ist, so kann man nicht umhin, entweder einen verschiedenen Kontraktionsgrad der Myoneme anzunehmen oder die Verschiedenheit der angewandten Technik zur Verantwortung zu ziehen.

Nach allen Autoren, die sich mit der Untersuchung der feineren Myonemstruktur befaßten, ist ihr Querschnitt homogen. BÜTSCHLI trat zwar auch dieser Auffassung bei, fand aber in dem optischen Querschnitt jeder Fibrille einen zarten etwas dunklen Randsaum.

Eine große Anzahl von Beobachtungen läßt mich mit der bisherigen Auffassung eines homogenen Myonemquerschnittes brechen.

Meine Abbildungen lassen unschwer eine feinere Querschnittstruktur erkennen. Eine lichte axiale Protoplasmamasse PMa (Textfig. L, M, U) wird außen von einer relativ dicken Plasmahülle PH abgegrenzt.

Auffallend sind die färberischen Unterschiede der axialen Markschicht *PMa* und der peripheren Plasmahülle *PH*. Während durch die Mallory-Färbung das Plasmamark ungefärbt hell bleibt, erscheint die dicke Rindenschicht leuchtend rot (Textfig. M b[1]). Ähnlich verhalten sich beide Schichten bei der Heidenhain-Färbung. Wiederum bleibt die Axialmasse farblos, während ihre Hülle schwarz gefärbt ist (Textfig. L *PMa*). Auch auf Tafel 1, Fig. 5, 6 sind diese Verhältnisse wiedergegeben.



Textfig. M.

a, b) Myonemquerschnitte. c) Tangential angeschnittene Myoneme. Leitz Comp. Oc. 6; Obj. $^1/_{12}$ Hom. Immers.
PH Protoplasmahülle. *PMa* Protoplasmamark.

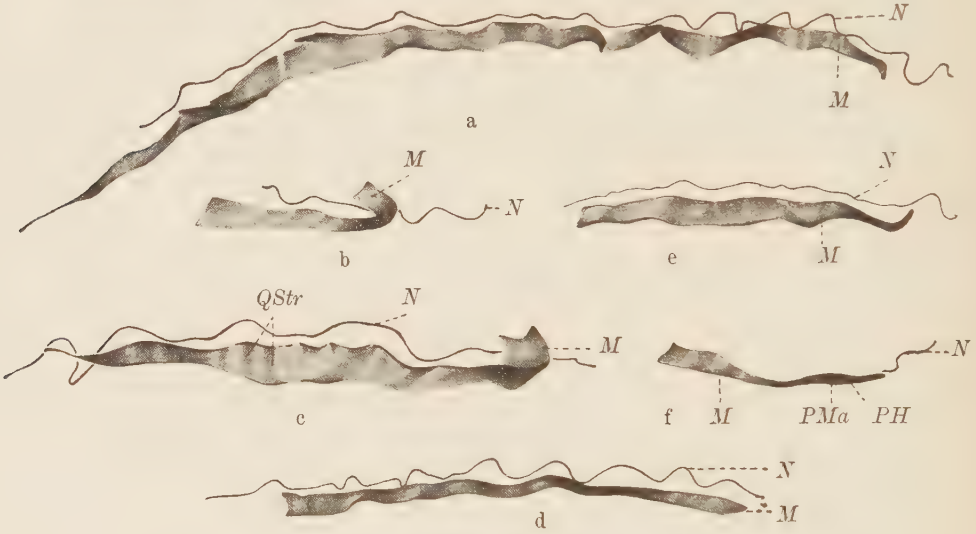
Eine Stütze finden diese Befunde in einer Arbeit von Roskin über die Myonemstrukturen bei *Stentor coeruleus*. Nach Ansicht dieses Autors besteht das Myonem aus zwei Schichten, dem Tecoplasma und dem Kinoplasma. Meine Protoplasmahülle *PH* entspricht dem Roskin'schen Tekoplasma, während meine axiale Plasmamasse *PMa* mit dem Kinoplasma zu vergleichen ist. Eine weitere Analogie zwischen den Roskin'schen und meinen Befunden besteht in dem färberisch verschiedenen Verhalten von Teko- und Kinoplasma. Roskin glaubt, in der morphologischen Differenzierung beider Schichten den Ausdruck einer funktionell verschiedenen Beanspruchung zu sehen. Während das Tekoplasma eine feste elastische und dehnbare Hülle darstellt, soll das zentrale, fein fibrillär strukturierte Kinoplasma das eigentliche kontraktile Element der *Stentor*-Myoneme darstellen.

Leider stehen die Tafelerklärungen Roskin's mit seinen Ab-

[1]) Die Myonemhülle dieser Mallory-Präparate ist hier schwarz wiedergegeben.

bildungen in Widerspruch. Myonemquerschnittsbilder fehlen bedauerlicherweise völlig.

Ein Vergleich von Quer- und Längsschnitten läßt auch bei letzteren die dunkle Myonemhülle wiedererkennen. Textfig. Oc stellt ein Myonem dar, dessen schmale Kante mit den zufällig um ihre Längsachse torquierten Enden in die Schnittebene fiel. Ähnlich erklären sich die Textfig. Ne, Nf, Od u. Of, nur mit dem Unterschiede,



Textfig. N.

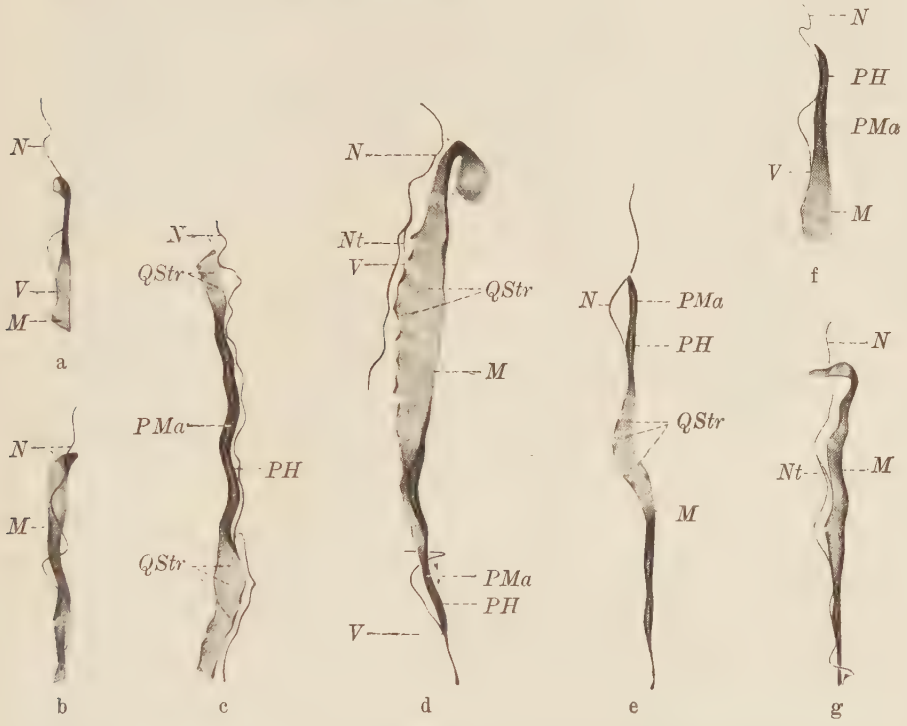
a—f. Myoneme mit ihren Neuroiden. LEITZ Comp. Oc. 6; Obj. 1/12 Hom. Immers. Apert. 1,20. Nachträglich vergrößert.
M Myonem. *N* Neuroid. *QStr* Querstreifung. *PH* Protoplasmahülle. *PMa* Protoplasmamark.

daß hier nur das eine Ende gedreht ist. Einer besonderen Erklärung bedarf die Textfig. Oe. Sie stellt ein Myonemband dar, dessen beiden Enden im Gegensatz zu Textfig. Oc infolge Drehung um ihre Längsachse von der Kante getroffen sind, das Mittelstück dagegen von der Fläche. Wie die Querschnitte lassen auch diese Abbildungen deutlich das lichte axiale Plasmamark *PMa* und die dunkle Plamahülle *PH* erkennen.

b) Myonemquerstreifung.

Ein biologisch eigenartiges Phänomen ist die Querstreifung der *Stentor*-Myoneme. Ihre Entdeckung muß auf BÜTSCHLI und SCHEWIAKOFF zurückgeführt werden, die diese Erscheinung unter günstigen

Verhältnissen sogar an lebenden *Stentoren* beobachteten. Schröder allein scheint sie bisher wieder aufgefunden zu haben, wenn auch Delage und Hérouard in ihrem „Traité de Zoologie concrète“ darauf hinweisen und sagen: „Comme les tissus contractiles des animaux plus élevés en organisation les myonèmes sont anisotropes, c'est-à-dire ont la double réfraction.“



Textfig. 0 a—g.

Beziehungen zwischen Myonem und Neuroid. a) Stark geschlängeltes Neuroid neben einem relativ gestreckten Myonem. Die Verbindung beider ist sichtbar. b) Das geschlängelte Neuroid liegt auf dem Myonem. c) Das Myonem zeigt regelmäßige Querstreifung. d) Das Neuroid gibt einen Ast ab, der mit dem Myonem in Verbindung tritt. e) Außer seiner Verbindung mit dem Neuroid läßt das Myonem Querstreifung erkennen. f) Dasselbe wie bei d. g) Dasselbe wie bei a. Leitz Comp. Oc. 6; Obj. $^1/_{12}$ Hom. Immers. Apert. 1,20. Nachträglich vergrößert. *M* Myonem. *N* Neuroid. *V* Verbindung von Neuroid und Myonem. *PH* Protoplasmahülle. *PMa* Protoplasmamantel. *Nt* Neuroidast. *QStr* Myonemquerstreifung.

Das gesamte Ectoplasma der *Stentoren* besitzt nach Engelmann schwach doppelt brechende Eigenschaften. Eine Querstreifung und Anisotropie der Myoneme selber zu beweisen, war ihm unmöglich.

Untersuchungen am Stielmuskel von *Zoothamnium arbuscula* und einer Reihe anderer *Vorticellen*, die mit voller Sicherheit das Vorhandensein von Doppelbrechung ergaben, erübrigen in Hinblick auf diese Tatsachen für ENGELMANN einen direkten Beweis für die *Stentor*-Myoneme. Er kam bei seinen Untersuchungen zu ganz überraschenden Resultaten, die er so zusammenfaßt: „Zwischen gekreuzten Nicols leuchtete derselbe prächtig silberweiß auf dem dunklen Grunde. Schätzungsweise war die Kraft der Doppelbrechung des lebenden Muskels nicht geringer als die in Canadabalsam eingeschlossener Muskelfasern von Insekten und Wirbeltieren und merklich größer als die lebendiger in Kochsalzlösung oder Serum untersuchter Schenkelmuskeln von *Musca*".

Auch ROUGET und andere wiesen die relativ starke Doppelbrechung bei *Vorticellen* nach.

Textfig. P.
Myonem mit Neuroid, das hier ein „Endknöpfchen" zeigt. Letzteres erklärt sich wie die terminalen Neuroidverdickungen in Fig. T a. LEITZ Comp. Oc. 6; Obj. $^1/_{12}$ Hom. Immers. Apert. 1,20. Nachträglich vergrößert.
M Myonem. *N* Neuroid. *K* Neuroidknöpfchen.
QStr Myonemquerstreifung.

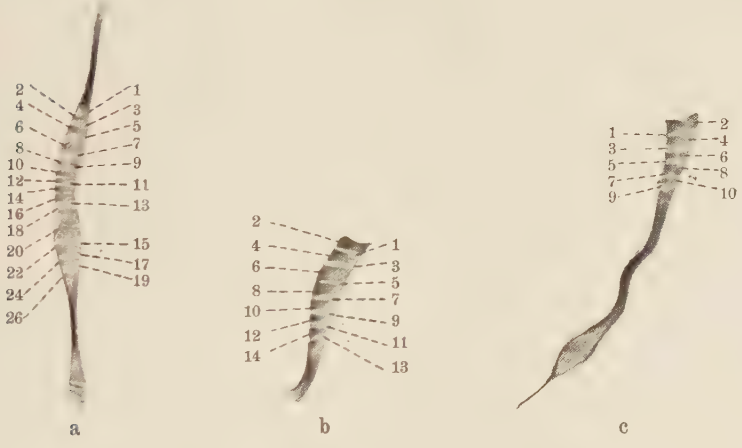
Nach eingehender Untersuchung stellt JOHNSON die Myonemquerstreifung in Abrede und glaubt, sie für ein Kunstprodukt halten zu müssen: "Neither have I been able to make out the transverse striations figured by BÜTSCHLI, even with the 2 mm apochromatic homogeneous immersion of ZEISS. While I do not assert the absence of the striae, owing to my inability to see them, I would nevertheless suggest that the appearence observed by BÜTSCHLI was of artificial origin."

Zu dieser Auffassung gesellt sich ein neuerer Autor, ROSKIN, der keine gestreifte Myonemstruktur auffinden konnte.

Wenn auch keine Untersuchungen über das Verhalten der *Stentor*-Myoneme im polarisierten Licht vorliegen, so scheint es mir nicht unwichtig, daß bei anderen Protozoenmuskeln dieser Hinweis häufig gemacht wurde.

Auf Grund meiner Untersuchungen muß ich mich den Anschauungen von BÜTSCHLI, SCHEWIAKOFF und SCHRÖDER anschließen und von neuem auf die merkwürdige Querstreifung der *Stentor*-Myoneme hinweisen.

Streifungen (QStr), wie sie die Präparate Textfig. N c, O d zeigen, könnten sich vielleicht auf eine einfache wellige Schlängelung der Myoneme zurückführen lassen und so nur Querstreifungen vortäuschen. Schwieriger ist dieser Einwand gegen die gleichmäßige und scheinbar gesetzmäßige Querstreifung der Myoneme von Textfig. O c u. e zu erheben. Textfig. Q a—c endlich zeigen *Stentor*-Muskeln, deren Querstreifung so regelmäßig und gleichförmig angeordnet ist, daß es sich hier wohl kaum um Kunstprodukte handeln könnte. Dunkle und helle Streifen wechseln in ganz regelmäßiger Weise ab, eine protoplasmatische Metamerie, die wohl kaum anschaulicher zu machen ist, als durch einen Vergleich mit der Querstreifung des Metazoenmuskels.



Textfig. Q a—c.

Isolierte Myoneme mit deutlicher Querstreifung. Leitz Comp. Oc. 4; Obj. $^1/_{12}$ Hom. Immers. Apert. 1,20. Nachträglich vergrößert.

Liegt nun hier eine Differenzierung in isotrope (Textfig. O c, O e, Q a—c ungerade Zahlen) und anisotrope (Textfig. O c u. e, Q a—c gerade Zahlen) Substanz vor? Ist dieses Phänomen den Erscheinungen der Iso- und Anisotropie des Metazoenmuskels gleichzusetzen? Und das zugegeben, besteht dann überhaupt eine kausale Verknüpfung von Anisotropie und Kontraktilität, von Bau und Leistung des *Stentor*-Myonems? Und muß die Kontraktion Hand in Hand gehen mit der Querstreifung?

Alle diese Fragen sind noch völlig ungeklärt, sie haben nur spekulativen Charakter.

Nichts oder kaum etwas wissen wir selbst von der kontraktilen

Substanz des Metazoenmuskels und der Veränderung seiner Querstreifung bei der Kontraktion. Wie überhaupt diese Querstreifung zustande kommt, ist ein offenes, bisher ungelöstes Problem.

Engelmann und Hürthle verlegen den Sitz der verkürzenden Kraft in die anisotrope Substanz. Rollet hält eine Beteiligung der isotropen Substanz bei der Kontraktion nicht für ausgeschlossen.

Im Gegensatz dazu verneint Bernstein, daß Doppelbrechung überhaupt eine notwendige Bedingung für die Kontraktionsfähigkeit sei und gibt nur zu, daß mit der gesetzmäßigen Anordnung der doppelbrechenden Teilchen das Vermögen der Fasern, sich ausschließlich in der Längsrichtung zu kontrahieren, zusammenhänge.

Bezüglich der Kontroverse über die Zulänglichkeit der Querstreifung zur Erklärung der Kontraktilität verdient schließlich noch der moderne Standpunkt von v. Fürth erwähnt zu werden.

Er befaßt sich mit den Schlußfolgerungen Engelmann's: „Kontraktilität, wo und in welcher Form sie auftreten möge, ist gebunden an die Gegenwart doppelbrechender, positiv einachsiger Theilchen, deren optische Achse mit der Richtung der Verkürzung zusammenfällt" und vertritt die Meinung, daß diese Engelmann'schen Anschauungen gut in Einklang zu bringen sind mit der modernen Auffassung vom Wesen des Kontraktionsvorganges.

Diese Formel gilt vielleicht für den quergestreiften Metazoenmuskel. Ob sie aber für die *Stentor*-Myoneme anwendbar ist, bleibt vorläufig eine unerledigte Frage.

Zusammenfassend möchte ich mein Urteil über den Wert des feineren histologischen Aufbaues des *Stentor*-Myonems dahin präzisieren, daß ich als ein sehr wertvolles und unbedingt sicheres Kriterium für die Analogie des *Stentor*- und des quergestreiften Metazoenmuskels diese Mikrostrukturen (Textfig. Qa—c) nicht ansehen möchte. Auch soll die Anführung dieser Überlegungen nicht etwa der Aufstellung einer Hypothese im Sinne einer weitgehenden Analogie zwischen Protozoen- und Metazoenmuskel gleichkommen, vielmehr sollen sie nur darauf hindeuten, daß die Beweiskraft dieser Mikrostrukturen allein für eine solche Annahme nicht ausreichen kann Es muß nach weiteren treffenderen Vergleichspunkten gesucht werden.

8. Atypische Myonemformen.

Bei meinen Myonemuntersuchungen stieß ich gelegentlich auf atypische Myonemformen, die von den bisher beschriebenen abweichen. Wenn ich auch vorläufig keine Erklärung für sie zu geben vermag,

sondern mich auf Vermutungen beschränken muß, so möchte ich doch die Befunde an dieser Stelle anhangsweise mitteilen.

An Stelle der gewöhnlichen Bandform, wie sie oben beschrieben wurde, zeigen diese Myoneme ein rosenkranzartiges Aussehen. Die Textfiguren R a—h lassen deutlich lokale Verdichtungen der Myonem-

Textfig. R a—h.

Atypische Myonemformen mit Myonembauch und -brücke. Oc. 3; Obj. $^1/_{12}$ Hom. Immers. Apert. 1,20. Nachträglich vergrößert.
MB Myonembauch. *MBK* Myonembrücke.

substanz, die die Bildung einer Reihe von Anschwellungen (*MB*) zur Folge haben, erkennen. In Textfig. R a, R h sind drei solcher Myonembäuche wiedergegeben, die sich in bestimmten Abständen voneinander befinden und durch weniger dunkel gefärbte Myonembrücken (*MBK*) verbunden sind. Weniger gleichmäßig in ihrer Anordnung sind die Myonemanschwellungen oder -knoten in Textfig. R e—g.

Dieser Befund steht nicht vereinzelt da. Es ist interessant, daß Lebedew eine rosenkranzartige Gestalt der Myofibrillen von

Trachelocerca phoenicopterus beschreibt, die dem *Stentor*-Myonem in Textfig. Rc nicht unähnlich ist.

Bei der Myonembearbeitung von *Stentor coeruleus* gibt SCHRÖDER ganz ähnliche Bilder wie meine Textfig. Rb, deutet sie als Ansichtsbilder der quergestreiften Myonembänder von der Schmalseite und faßt sie auf als Ausdruck einer Kontraktion.

LEBEDEW tritt für die SCHRÖDER'sche Ansicht ein und sagt von den rosenkranzartigen Myonemen von *Trachelocerca phoenicopterus*: „In meinen Präparaten, die in bezug auf Plasmaerhaltung und Kernstruktur gar nicht schlecht sind, fand ich solche Anschwellungen immer bei den stark kontrahierten Exemplaren und an den am stärksten zusammengezogenen Stellen." Er schließt daraus, daß diese Anschwellungen in direktem Zusammenhang mit der Kontraktion stehen.

Ähnlich äußert sich auch ROSKIN, der während der Kontraktion eine Verdichtung des Kinoplasma (cf. S. 25) bei den *Stentor*-Myonemen fand. „In Fällen, wo die Kontraktion unter dem Einflusse außerordentlicher Ursachen geschieht, kann dieselbe bei dem Myonem die Bildung einer Reihe von Anschwellungen zur Folge haben." In anderen Fällen soll es nach ROSKIN sogar zu einem völligen Zerfall des Kinoplasma in Tropfen kommen.

Alle Autoren scheinen sich darin einig zu sein, daß es sich bei den lokalen Verdichtungen dieser kontraktilen *Stentor*-Organoide um Strukturbildungen handelt, die ihre Entstehung dem Kontraktionsprozeß verdanken.

Wenn es auch fraglich erscheinen kann, ob hier normale Myoneme von besonderer Struktur vorliegen und es nicht ausgeschlossen ist, daß es sich nur um Artefakte handelt, so bin ich doch der Ansicht, daß die Anschwellungen, wie sie die Textfig. Ra—h zeigen, recht gut in direktem Zusammenhang mit der Kontraktion stehen können.

IV. Neuroide (Neurophane).

1. Allgemeine Betrachtungen.

Die feinere Differenzierung des Protoplasma dieses Elementarorganismus ist so weitgehend, daß die Frage nach der Existenz von konduktilen oder reizleitenden Gebilden und somit die grundlegende Frage nach den Anfängen der Ausbildung eines Nervensystems im Tierreich überhaupt sehr in den Vordergrund tritt.

Reizerscheinungen und Reizleitungen bei den Protozoen, die vor allem von Pfeffer, Verworn, Loeb, Jennings, Mast und vielen anderen studiert wurden und eine fast unübersehbare Literatur zeitigten, sind allgemeine Eigenschaften des Protoplasma. Ich gehe darauf nicht weiter ein.

Erwähnenswert dagegen, glaube ich, sind Fälle, die wir bei den Infusorien kennen, bei denen eine spontane Entladung und sehr rasche Weiterleitung von Bewegungspotenzen zu einer plötzlichen komplizierten und koordinierten Bewegung führen. Diese verwickelte Gesamtfunktion aber kann nur zurückgeführt werden auf das genau abgestimmte Zusammenwirken von Elementarfaktoren, von Organellen, die, obwohl räumlich nebeneinander, doch unabhängig voneinander durchaus spezifische Funktionen im Dienste des Gesamtelementarorganismus haben: Das Prinzip der Arbeitsteilung bei den Protozoen.

Je höher aber die Differenzierung, desto schwieriger die Regulierung. Und es leuchtet ein, daß eine Überspitzung dieses Prinzips die Gefahr einer Irregulierbarkeit in sich birgt. So nimmt die spontane Neigung, dem zweckmäßigen und koordinierten Zusammenwirken der elementaren Zellorganoide (z. B. eines *Stentor*) ein morphologisches Substrat zugrunde zu legen, nach meiner Ansicht die Gestalt und Tragweite eines Postulats an.

Ebenso glaubt Baglioni auf Grund der Untersuchungen Jenning's an höher differenzierten Protozoen ein Nervensystem bei diesen Tieren annehmen zu dürfen. „Daß ein kompliziert gebautes Protozoon, ebenso wie es über Myoide, Nesselkapseln und Trichocysten verfügt, auch Elemente besitzen kann, die zur Reizaufnahme und Reizumwandlung an der Körperoberfläche (also einer Art von Sinnesorganellen) und weiter zur Erregungsübertragung und auch zur Erregungsumwandlung im Innern des Zellprotoplasmas dienen, ist beim heutigen Stand der Wissenschaft als sehr wahrscheinlich zu betrachten, ja sogar von vornherein zuzugeben."

2. Reizleitungsstrukturen bei Pflanzen.

Diese Ansicht scheint mir um so berechtigter, als es nicht an Arbeiten fehlt, die sogar bei Pflanzen Strukturen aufdeckten, die der Reizleitung, dem wichtigen Zwischenglied zwischen Reizperzeption und Reizreaktion, dienen sollen.

Wenn auch die physiologische Arbeitsteilung bei den Pflanzen nicht in dem Maße vorhanden ist, daß ihnen ein dem tierischen Nervensystem analoges Reizleitungssystem unbedingtes Bedürfnis ist,

so möchte ich diese Arbeiten doch nicht unberücksichtigt lassen, da sie mir nicht nur biologisch bedeutungsvoll, sondern einen Wertzuwachs zur Aufhellung des hier gestellten Problems darzustellen scheinen. Man könnte sich auch fragen, ob denn diese besonderen histologischen Einrichtungen erforderlich sind für die Reizleitung. Eine unbedingte Bejahung dieser Frage scheint mir nicht angängig zu sein. Immerhin dürfte eine solche Einrichtung zweckmäßig und aus ökologischen Gründen für eine möglichst rasche Reizfortpflanzung erstrebenswert sein.

Auf alle die einzelnen diesbezüglichen Arbeiten einzugehen, kann nicht meine Aufgabe sein und würde mich weit über den Rahmen meiner Arbeit hinausführen. Ich beschränke mich auf einige der wichtigsten hierher gehörenden Untersuchungen.

1897 beschrieb NEMEC in ruhenden Zellen besondere Plasmastrukturen, in denen er faserige Differenzierungen feststellen konnte.

Dieselben Beobachtungen machte er später bei *Allium cepa*. In ihrer Wurzelspitze beschrieb er sie als „einen durch die Zelle sich ziehenden plasmatischen Streifen". Untersuchungen in vivo zeigten auf Längsschnitten in verschiedenen Zellen longitudinal verlaufende dichte Plasmastränge. Eine feinere Struktur ließ sich dabei nicht erkennen. Erst Vitalfärbungen mit Methylenblau ermöglichten das. Sie deckten in den längs verlaufenden Plasmasträngen feine intensiv blau gefärbte Fasern auf. Fixiertes und gefärbtes Material gestattete eine bessere Einsicht in die feineren Verhältnisse und ließ Beziehungen dieser Stränge zu dem Zellkern erkennen. „Auffallend ist, daß die Plasmastränge fast immer in Berührung mit dem Kern kommen." Diese Beziehung zwischen Kern und Plasmasträngen ist nach NEMEC nur eine vorwiegend topographische, wenn er auch der innigen Berührung beider eine physiologische Bedeutung nicht unbedingt abspricht. So meint er, der Reiz werde auf dem Wege der Fibrillen dem Kern übermittelt, und durch dessen Vermittlung würden Vorgänge in den Zellmembranen hervorgebracht, die zur Reaktion führten. Schließlich erwähnt NEMEC noch die Möglichkeit, den Kern als genetisches und trophisches Zentrum der Fibrillen aufzufassen. Die Plasmastränge mit ihrer fibrillären Struktur ziehen nun auf dem möglichst kürzesten Weg von Zellwand zu Zellwand. Dabei wird der Kern berührt.

Er schreibt diesen fibrillären Gebilden reizleitende Funktion zu und sagt: „Es ist wahrscheinlich, daß es sich hier um Vorrichtungen handelt, die im Dienste der Reizleitung stehen".

In den Wurzelspitzen anderer Pflanzen (*Equisetum arvense*, *Hyacinthus Miehe*) fanden sich zwar Plasmastränge, Fibrillen ließen sich mit voller Sicherheit nicht erkennen. „Trotz großen Bemühens habe ich nur hier und da in diesen Plasmasträngen eine fibrilläre Struktur erkannt".

Die Wurzelspitzen von *Ceratopteres thalictroides* und *Azolla caroliniana* ließen nichts von Fibrillen erkennen. Bei anderen Farnen (*Woodwordia radicans* und *Aspidium decusatum*) finden sich „ganz merkwürdige eigentümliche Gebilde in gewissen Pleromzellen", die als Fibrillen aufgefaßt wurden und die denen für *Allium* beschriebenen homolog sind.

Auch auf phanerogame Pflanzen wurden die Untersuchungen ausgedehnt. Zahlreiche Arten von ihnen zeigten deutliche Fibrillen oder wenigstens Plasmastränge. In der Wurzelspitze von *Ceratozamia robusta* war nichts Derartiges zu finden. *Zanichellia palustris* zeigte Fibrillen von großer Ähnlichkeit mit den *Aspidium*-Fasern. Die Wurzelspitzenfibrillen von *Trianea bogotensis* waren denen der Farne nicht unähnlich. *Iris germanica* zeigte ein Fibrillensystem, das in derselben Form entwickelt ist, wie das in den Wurzelspitzen von *Allium cepa*. Die Spitzen von *Hyacinthus orientalis* zeigten ein mächtig entwickeltes Fibrillensystem. Wenn es auch schwierig war, eine Fibrillenstruktur in der Wurzelspitze von *Panicum miliaceum* zu erkennen, so ließ sich immerhin ein ähnlicher Bau, wie er für *Allium* beschrieben wurde, feststellen. Fibrillen fanden sich ferner bei *Cucurbita pepo* und *melopepo*. Schwierigkeiten machte ihr Auffinden bei *Vicia faba*, *Pisum sativum*, *Roripa amphibia* und *Solanum tuberosum*.

Bei den verschiedenen Pflanzen finden sich also fibrilläre Strukturen, die in ihrer Form prinzipiell übereinstimmen. „Diese Tatsache spricht dafür, daß dieselben nicht zufällige und bedeutungslose Strukturen vorstellen."

Worin liegt aber nun die physiologische Bedeutung dieser Strukturen? Die morphologischen Untersuchungen allein können notwendigerweise unmöglich diese Frage befriedigend und entscheidend beantworten. Hinzu kommen müssen überzeugende experimentelle physiologische Untersuchungen.

Nemec stellte sie an und kam zu dem Schluß: „. . . daß das Fibrillensystem höchstwahrscheinlich vorwiegend eine reizleitende Struktur vorstellt und daß sich dieselbe mit den reizleitenden Strukturen der Metazoen vergleichen läßt".

Dieser Analogieschluß scheint mir durch nichts gerechtfertigt. Wenn Nemec auch einen kontinuierlichen Verlauf seiner Fibrillen von einer Zellwand zur anderen feststellte, und außerdem die plasmatischen Stränge an den Querwänden miteinander „korrespondieren", so hat er damit wohl eine Kontiguität, aber noch keine direkte Kontinuität erwiesen. Und das darf man wohl verlangen.

Zur Beweiskraft der Nemec'schen experimentellen Untersuchungen sagt Fitting: „Irgendeinen experimentellen Beweis dafür, daß die „Fibrillen" tatsächlich mit der Reizleitung in Beziehung stehen, hat Nemec aber nicht erbracht. Denn die Angaben, daß die Fibrillen durch äußere Eingriffe, so z. B. durch hohe oder niedrige Temperaturen, durch Chloroform, Ätherdämpfe und durch Wundreiz desorganisiert werden und daß das Aufhören und Wiedereinsetzen der Reizleitung mit der Degeneration und Regeneration der Fibrillen gleichen Schritt hält, kann als solche nicht angesehen werden, da die Desorganisierung der Fibrillen auch der Ausdruck einer tiefgreifenden, vorübergehenden Schädigung der ganzen Zelle ist, mit der der Ausfall der Reiztransmission verkettet sein könnte."

Andere Autoren prüften die Nemec'schen Untersuchungen nach und stellen ihre Ergebnisse in Frage. Koernicke und Fitting suchten vergeblich nach Nemec's Fibrillen. Schwerwiegend sind die Bedenken Haberlandt's. Die Nemec'schen Fibrillen sind nach seiner Ansicht Fäden und Lamellen des strömenden Plasma und seine Abbildungen schematisiert. Selbst an Pflanzenteilen mit verhältnismäßig raschem Leitungsvermögen (Sinnesorgane) blieben Haberlandt Fibrillen verborgen.

Es fehlen eben noch kritische Arbeiten und unzweideutige Versuche, um an die Stelle des Hypothetischen wissenschaftlich faßbare und methodisch nachweisbare Tatsachen zu stellen. Und doch glaube ich, hat die Nemec'sche Auffassung manches bestechende. Auch

FITTING scheint sich der Möglichkeit nicht zu verschließen, daß es bei Pflanzen besondere reizleitende Organellen gibt und daß diese bei ihnen viel allgemeiner vorkommen und zahlreicher sind, als wir es heute wissen. Wenn man auch geneigt ist, in den Plasmodesmen die Reizüberträger zu sehen, so ist ein exakter Nachweis auch hierfür noch nicht erbracht.

3. Einige historische Daten über Reizleitungen bei Protozoen.

Vermutungen über die Existenz eines Reizleitungssystems mit gesetzmäßigem zentralen Regulierungszentrum bei Protozoen sind wiederholt ausgesprochen worden. Moderne Arbeiten haben sich auch mit dem Versuch einer experimentellen Beweisführung befaßt.

ENGELMANN stellte 1880 an *Ciliaten* Untersuchungen an über die Beziehung der Wimpern und ihrer Fußstücke zum Protoplasma des Zellkörpers. Bei *Stylonychia mytilus*, einem der bekanntesten hypotrichen Infusorien, werden intracelluläre faserige Gebilde beschrieben, die in Verbindung stehen mit den Seitencirren. Die Cirren — ENGELMANN nennt sie Wimpern — werden wie Insektenbeine mit großer Geschwindigkeit beim Laufen verwandt. „Von jeder dieser Wimpern nun geht eine äußerst feine und blasse, sicher nicht über 0,2 Micron dicke, homogene, anscheinend weiche Faser aus, die ziemlich dicht unter dem Ectoplasma in senkrecht zur Seitenwand des Körpers, der Bauchfläche parallel gerichtetem Verlauf der Mittellinie des Leibes zustrebt.“ Nach mehrstündigem Aufbewahren in filtriertem Wasser und Abtötung mit dünner Osmiumsäure konnte er diesen Faserapparat bloßlegen, der ihm dann als „ein System zarter Saiten, die zwischen Randwimpern und Körpermitte parallel ausgespannt sind“ imponierte.

ENGELMANN betont die Unterschiede zwischen den eigentlichen Cirren und diesem Faserapparat, die sich im wesentlichen durch ihr verschiedenes Verhalten Farbstoffen gegenüber auszeichnen. Wenn es sich auch um Fortsetzungen der Cirren ins Protoplasma handelt, so doch nicht im Sinne einer einfachen Verlängerung der Wimpern, sondern vielmehr im Sinne einer unmittelbaren Nachbarschaft beider Gebilde.

Die Frage nach der physiologischen Bedeutung dieses Faserapparates beantwortet ENGELMANN mit der naheliegenden Vermutung einer nervösen Funktion. Die Momente, die ihn zu dieser Annahme veranlassen, sind: Das Fehlen jeglicher Kontraktilität, ihre Beeinflussung durch den Willen des Tieres im Sinne einer selbständigen und unabhängigen Bewegungsfähigkeit jeder einzelnen Cirre, ihre spezifische Färbbarkeit und ihre mikroskopische Ähnlichkeit mit Nervenfibrillen höherer Tiere.

Derselbe Autor hält sich auf Grund mancher „anatomischer und physiologischer Tatsachen“ für berechtigt, eine Körperregion anzunehmen, von der die willkürliche Anregung der Cirren ausgeht und die „in der mittleren Gegend der Bauchseite nahe der Oberfläche zu suchen sei“. Er weist dann darauf hin, daß diese Stelle den Ursprung der Fasern darstellt, die mit den Seitencirren in Konnex treten.

Es handelt sich also im Sinne ENGELMANN's bei *Stylonychia mytilus* um ein Protozoon mit einem nervösen Zentralorgan und leitenden Elementen, die von ihm ausgehen.

Seine Betrachtungen schließt er mit den Worten: „Und wer weiß, ob genauere Nachforschung nicht bald weitere Differenzierungen nervöser Art im Protoplasmaleibe höherer Infusorien entdecken wird!“.

Maupas (1883) gibt eine kurze Darstellung von Fasern, die er als erster bei *Euplotes* fand. Sie gehen aus von der Basalplatte einer jeden Analcirre, verbinden diese Cirren untereinander und streben dem Vorderende des Tieres zu, um sich zu einem einzelnen Faden zu vereinigen, der in der Nähe des Vorderendes des Tieres verschwindet. Erst 1918 konnte Yocom diese nach Maupas plötzlich verschwindenden Fasern weiter verfolgen bis zu einem „motorium“ und konnte eine zusammenhängende Darstellung des komplizierten Fasersystems bei *Euplotes* geben. Ich komme später darauf zurück.

Etwa 20 Jahre nach Maupas konnte Metzner bei der Bearbeitung von *Mgaestoma antericum* Grassi (= *Lamblia intestinalis*) Beobachtungen vorlegen, die bis dahin unbekannt waren. Dieser Flagellat besitzt vier Paar Geißeln: Vorder-, Mittel-, Seiten- und Schwanzgeißeln mit ihren Basalkörnern. Von diesen gehen innerplasmatische Fortsätze aus, auf die Metzner sein Augenmerk richtete. Er konnte ihren Verlauf verfolgen und stellte fest, daß sie die Basalkörner der Geißeln mit einem Gebilde verbinden, das dicht hinter dem Basalknöpfchen der Mittelgeißeln liegt, beide Kernhälften verbindet und als „Kernbrücke“ bezeichnet wird.

Bereits 1889 erwähnten Grassi und Schewiakoff dieses Gebilde und deuteten es als einen Verbindungsstrang beider Kernhälften, der so dem Kern hufeisenförmige Gestalt gibt. Die erwähnten feinen Fasern des innerplasmatischen Strangsystems der Geißeln streben diesem Gebilde zu, das also nicht nur eine Verbindung aller Geißeln untereinander, sondern zugleich ihre Verbindung mit dem Kern bewirkt. Metzner nennt diese Protoplasmamasse Zentralstation. Damit steht er nicht vereinzelt da, denn Plenge beschreibt eine Verbindung des Kernes mit dem Anfang der Schwanzgeißel bei Mycetozoenschwärmern und ähnliche Befunde bei einem Flagellaten des Salamanderdarmes. Zusammenfassend präzisiert Metzner seine Ansicht so: „Meiner Ansicht nach hätten wir es bei den Fortsetzungen der Geißeln in das Leibesplasma mit einer Art Leitungssystem zu tun, das in einer zentralen Protoplasmamasse zusammenläuft, die ihrerseits wieder in Verbindung steht mit dem bilateralen Kern.“ Es ist nun bekannt, daß bei der Bewegung von *Lamblia intestinalis* die Mittelgeißeln die Hauptrolle spielen. Während sie wühlende Bewegungen ausführen, werden die übrigen Geißeln zum Teil nur nachgeschleppt oder führen nur sanfte Bewegungen aus, die zu keinem lokomotorischen Effekt führen können. Berührt irgend etwas die hinteren Geißeln, so schwimmen die Tiere sofort davon. Bereits schwimmende Individuen beantworten einen die hinteren Geißeln treffenden taktilen Reiz mit einer deutlichen Bewegungsbeschleunigung.

Metzner ist auf Grund dieser Tatsachen geneigt, die Geißeln funktionell scharf zu sondern und spricht die Vorder-, Seiten- und Schwanzgeißeln „als eine Art Fühler“ an, während er die Mittelgeißeln für die Lokomotion verantwortlich macht.

Sind diese besonders von Hartmann angezweifelten Metzner'schen Beobachtungsdaten richtig, so geben sie uns das Recht, bei diesem Protozoon von Reizleitungsvorgängen zu reden, die sich von denen der höheren Tiere nur dadurch unterscheiden, daß sie intracytoplasmatisch ablaufen. Vorder-, Seiten- und Schwanzgeißeln stellen Perceptionsorgane dar, die Mittelgeißeln das Antwort- oder Reaktionsorgan. Über ein distinktes Zentralorgan, die „zentrale Masse“ oder „Kernbrücke“, sind Empfangs- und Erfolgsorgan durch ein Reizleitungssystem mit seinen rezeptorischen oder

zentripetalen und effektorischen oder zentrifugalen Abschnitten verknüpft: Eine komplizierte Reizverkettung auf Grund der Funktionsspezifität ihrer Komponenten. So scheint mir ein Analogieschluß mit den Reizleitungsverhältnissen der Metazoenorganismen gar nicht bedenklich.

PROWAZEK lenkte 1903 die Aufmerksamkeit auf ein Fasernsystem bei *Euplotes harpa*, das mit den Cirren des Tieres in Verbindung steht.

Später (1910) beschrieb GRIFFIN eine neue *Euplotes*-Art, *E. worcestere*, die ebenfalls ein Fasernsystem aufweist, das mit den Cirren verbunden ist.

Vergleichspunkte mit den eben geschilderten Verhältnissen bieten Liniensysteme, die die Basalkörperchen hintereinander stehender Cilien miteinander verbinden. SCHUBERG fand 1905 diese protoplasmatischen Differenzierungen unterhalb der Pellicula bei *Paramaecium caudatum* und *Frontonia leucas*. Er hält es nicht für ausgeschlossen, daß die Struktur mit dem Metachronismus der Cilienbewegung in Beziehung zu bringen ist. „Immerhin spricht die besondere Verbindung spezieller Zellteile, wie es die Cilien und Basalkörperchen sind, durch eine eigenartige Struktur dafür, daß diese Struktur mit dem physiologischen Zusammenwirken jener Teile etwas zu tun hat, daß sie vielleicht sogar als die materielle Grundlage hierfür anzusehen ist."

Erwähnung verdient die Stellungnahme BÜTSCHLI's zu diesen Problemen: „Die Bewegungsvorgänge der Ciliaten überhaupt machen die Annahme unabweisbar, daß das Zusammenwirken der zahlreichen Bewegungsorgane eines Infusors zu vorteilhafter Gesamttätigkeit im Normalzustand von innen geregelt sein muß, daß also nicht nur innere Erregungen, sondern auch vorteilhafte und gesetzmäßige zentrale Regelung derselben vorhanden sein müsse."

Sehr wahrscheinlich macht NERESHEIMER die Gegenwart eines Nervensystems bei höher differenzierten Ciliaten. In den Zwischenstreifen bei *Stentor coeruleus* gelang es ihm, noch nicht beschriebene Gebilde aufzufinden, die, wie er sich ausdrückt, „man wohl mit größter Wahrscheinlichkeit, wenn auch nicht mit Gewißheit als nervöse Protoplasmadifferenzierungen ansprechen kann". Es sind das fibrillenartige Organellen, die er nach Analogie des HAECKEL'schen Ausdrucks „Myophane" als Neurophane bezeichnet. Sie begleiten die Myoneme und unterscheiden sich deutlich von diesen durch ihre verschiedene Färbbarkeit und dadurch, daß sie im Gegensatz zu den Myonemen nicht kontraktil sind. Ihr Verlauf erstreckt sich nach NERESHEIMER vom aboralen Pol bis zum Äquator des Tieres direkt oberhalb der Myoneme und diesen parallel. Endigungen seiner Neurophane gibt er verschieden an. Viele finden ihren Abschluß in einem „etwas verdickten Knöpfchen", andere verjüngen sich und verschwinden schließlich ganz. Zu diesem auffallenden Verhalten äußert er sich so: „Nun wäre es allerdings nach meinem Dafürhalten eine etwas kühne Annahme, daß die nervösen Organellen unserer Ciliaten etwa schon in sensible und motorische Fibrillen differenziert wären, vielleicht unterschieden durch den Besitz des oben beschriebenen Endknöpfchens." Nicht undenkbar, glaube ich, wäre es, daß diese morphologische Scheidung eine funktionelle Differenzierung bedingen könnte, wenn die Voraussetzungen wirklich existierten. Ich werde zu diesem Punkte noch Stellung nehmen. An Serienschnitten konnte NERESHEIMER seine Angaben ergänzen. Er fand elliptische Querschnitte von Myonemen und solche von Neurophanen.

In den Zwischenstreifen von *Spirostomum ambiguum* konnte er ganz ähnliche Fibrillen nachweisen. An Vorticellinen (*Carchesium* und *Epistylis*) ließ sich nichts Derartiges auffinden.

Durch toxikologische Experimente versuchte Neresheimer seine ungewöhnlichen Entdeckungen beweiskräftig zu machen. „Gelingt der Nachweis, daß gewisse Gifte, die bei Metazoen notorisch die Nerven affizieren, bei *Stentor* und *Spirostomum* im Gegensatz zu anderen Protozoen eine analoge Wirkung ausüben, so ist das Vorhandensein nervöser Organellen bei diesen hochdifferenzierten Ciliaten anzunehmen. Es wird dann mindestens sehr wahrscheinlich sein, daß die Träger der nervösen Funktion eben die bei anderen Ciliaten nicht nachzuweisenden Neurophane seien."

Als Agentien wurden angewandt: Salzsaures Morphin, salpetersaures Strychnin, dann Atropin, Akonitin, Coffein, Curare, Bromnatrium, Physostigmin, Pikrotoxin und Nikotin. Die Resultate waren in der Tat überraschend. Während andere Protozoen (*Paramaecium*, *Stylonychia*, *Didinium nasutum*, *Amoeba proteus*) in einer 1 proz. salzsauren Morphinlösung in ihrem Verhalten unverändert 14 Tage und länger am Leben blieben, war die Motilität bei *Stentoren* schon nach 30 Minuten herabgesetzt. Sie wurden träger und büßten ihre Empfindlichkeit gegen taktile Reize und Erschütterungen mehr und mehr ein. Versuche an *Spirostomum ambiguum* ergaben das gleiche Resultat. Dieser auffallende Parallelismus im Verhalten dieser Protozoen mit dem der höchst entwickelten Metazoen geht noch weiter.

Atropinzusatz (Antidot gegen Morphinvergiftung) hob die Morphinwirkung auf, so daß dieselben *Stentoren* nach kurzer Zeit ihre volle Reizbarkeit langsam wieder erlangten. Von den anderen Versuchen möchte ich noch kurz die Coffeinwirkung auf *Stentor* und *Spirostomum* erwähnen. Schon nach kurzer Zeit ergab sich bei beiden Tieren eine deutliche Herabsetzung der Empfindlichkeitsschwelle. Gegen Erschütterung und Berührung wurden sie empfindlicher.

Seine Resultate faßt Neresheimer dahin zusammen: „Wir haben durch die oft und sorgfältig wiederholten toxikologischen Versuche bei *Stentor coeruleus* und *Spirostomum ambiguum* zweifellos eine so auffallende Übereinstimmung mit den Wirkungen auf die Nerven höher organisierter Tiere festgestellt, daß wir wohl unbedingt das Vorhandensein nervöser Organellen bei diesen Tieren annehmen müssen."

Eine scharfe Kritik widerfuhr dieser Arbeit durch Schröder (1906), der sie in fast allen ihren morphologischen Ergebnissen als falsch hinstellt, während er die toxikologischen Versuchsergebnisse unberücksichtigt läßt.

Auch Roskin lehnt die Neresheimer'schen Neurophane ab.

4. Gestalt und Lage der Neuroide und ihre Unterscheidung von den Myonemen.

a) Dicke.

Das Interesse für diesen biologisch doch keineswegs gleichgültigen und wissenschaftlich unwichtigen Gegenstand scheint fast gänzlich erschöpft zu sein, fühlten sich doch meines Wissens bisher nur wenige Forscher angeregt, diesen Problemen nachzugehen oder wenigstens die Neresheimer'schen Ergebnisse nachzuprüfen. So führt diese Arbeit, in der Literatur immer wieder zitiert, ein Scheindasein. Wenn bei den Protozoen so wenig bekannt ist von dem, was wir

bei höheren Tieren „Nervensystem“ nennen, so hat das vielleicht einen Grund in der bisherigen aprioristischen Ablehnung dieser Probleme.

Die morphologischen Angaben NERESHEIMER's schienen mir eine Nachforschung eher zu erfordern als die toxikologischen Untersuchungsergebnisse. Ich habe mich im wesentlichen mit dem morphologischen Teil, der mir zunächst der wichtigere zu sein schien, befaßt, den physiologisch-experimentellen nur gestreift. Er soll einer späteren Arbeit vorbehalten bleiben.

Ich kann nicht verhehlen, daß die NERESHEIMER'schen Abbildungen recht wenig überzeugend auf mich gewirkt haben. Ob diese bildlichen Wiedergaben seiner Präparate, denn um Schemata wird es sich wohl kaum handeln, geeignet sind, die NERESHEIMER'schen Darlegungen zu illustrieren und zu stützen, lasse ich dahingestellt.

Die Existenz von fibrillären Strukturen außer den Myonemen in den Zwischenstreifen von *Stentor coeruleus* kann ich bestätigen. Immerhin unterscheidet sich ihr morphologisches Aussehen von den NERESHEIMER'schen Neurophanen so sehr, daß mir eine Identifizierung seiner mit meinen Fibrillen, die ich „Neuroide“ nennen möchte, nicht absolut berechtigt erscheint. Ein Unterschied in morphologischer Hinsicht von Neurophan und Myonem scheint mir aus keiner der NERESHEIMER'schen Abbildungen hervorzugehen. Worin die „glückliche Ergänzung“ seiner Anschauungen durch seine Querschnittsbilder liegt, ist mir nicht ersichtlich. Neurophane und Myoneme scheinen mir wenigstens in Fig. 7 seiner Arbeit nicht den geringsten morphologischen Unterschied — wenn man nicht die verschiedene Lage dazu heranziehen will — zu zeigen. Fig. 1 und 2 seiner Tafel lassen die Neurophane dicker erscheinen als ihre zugehörigen Myoneme, wenigstens aber scheinen sie gleich dick zu sein. Bei der Kontraktion sollen die Myoneme nach NERESHEIMER ihr Volumen um das Dreifache vermehren, die Neurophane dagegen nichts von ihrer Länge und Dicke einbüßen, dafür aber schlaff und geschlängelt sein. Die Konservierung eines gestreckten *Stentor* ist ihm, wie er selbst zugibt, nicht gelungen. Wie erklären sich aber dann die völlig gestreckten Neurophane, die er abbildet (Fig. 2 und zum Teil Fig. 1)? Ferner sollen sich die Neurophane von den Muskelfibrillen durch „ihre ungemein starke Neigung zum Verquellen“ unterscheiden, die soweit gehen kann, daß sie „streckenweise das rosenkranzartige Aussehen der Kerne von *Stentor coeruleus* imitieren“. An meinen Neuroiden habe ich das nie beobachtet, wohl aber zeigen Myoneme (Textfig. Ra—h) gelegentlich solche Anschwellungen. Auf Grund

dieses rein morphologischen Verhaltens dieser Protoplasmastruktur halte ich eine Verwechslung von Neurophan und Myonem durch Neresheimer nicht für ausgeschlossen, wenn ich auch in der auffallend verschiedenen Affinität beider Gebilde gegenüber Farbstoffen mit Neresheimer übereinstimme.

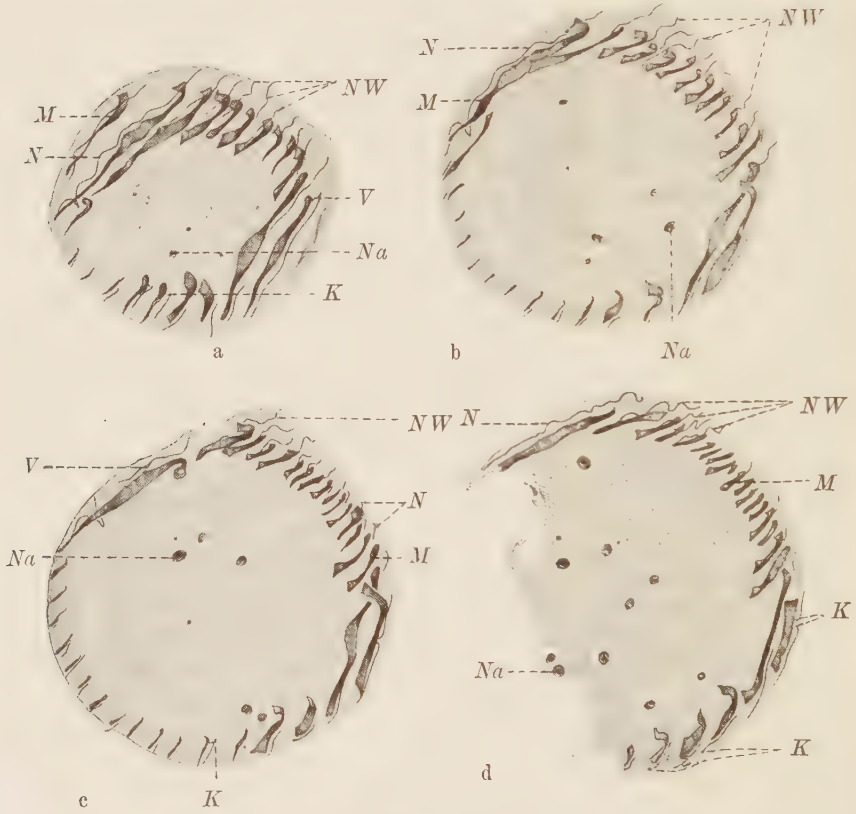
Im Gegensatz zu den leuchtend roten Myonemen färbten sich auch in meinen Präparaten die Neuroide dunkelviolett.

b) Schlängelung.

Myonem und Neuroid unterscheiden sich vor allem durch ihre verschiedene Dicke (Taf. 2, Fig. 12, 13). Das Myonemband mit besonderen oben geschilderten histologischen Differenzierungen ist breit und dick. Das Neuroid hingegen stellt eine feine dunkle Fibrille dar (Textfig. G a—e, N a—f, O a—g, S a—d, Taf. 1, Fig. 5—8). Sehr ausgesprochen findet sich dieser Unterschied in den Mikrophotogrammen Taf. 2, Fig. 12, 13. In Textfig. O d ist ein Myonem mit seinem begleitenden Neuroid wiedergegeben, das teilweise außerhalb der Schnittebene liegt und so eine Kontinuitätsunterbrechung aufweist. Eine besondere Eigentümlichkeit weist Textfig. P auf. Sie zeigt ein relativ breites Myonem, das auf seiner rechten Seite von einem Neuroid begleitet wird, dessen oberes Ende ein „kleines Knöpfchen“ aufweist. Auf seine Bedeutung und Erklärung werde ich später noch zu sprechen kommen. Durch seine starke Schlängelung ist in Textfig. O b das Neuroid so verlagert, daß es dem Myonem direkt außen aufliegt. Die Textfig. N f u. O e lassen abgekappte Neuroide, Neuroidstümpfe, erkennen, die in ihrem Verlauf nur zu einem kleinen Teil in die Schnittebene fallen.

Durchaus verschieden verhalten sich beide Organellen in bezug auf ihre Kontraktilität. Die Myoneme erscheinen bei der Zusammenziehung verkürzt und verdickt; die Neuroide dagegen bleiben ersichtlich stets gleich lang und gleich dick. Sie liegen oberhalb und etwas lateral von den Myonemen und sind schlaff und geschlängelt. So läßt die Textfig. O d eine starke passive Verlagerung des Neuroids erkennen, dessen unteres Ende spitzwinklig geknickt ist und dadurch unterhalb des Myonems zu liegen kommt. In anschaulicher Form gibt die Textfig. N d die starke wellenförmige Schlängelung des Neuroids wieder. Sein zugehöriges Myonem ist zwar auch nicht ganz gestreckt, doch bei weitem nicht so stark geschlängelt wie die feine Fibrille. Auffallend deutlich ist auch die starke Neuroidschlängelung *N* in den Mikrophotogrammen Taf. 2, Fig. 12, 13.

Ein Vergleich der übrigen Abbildungen (Textfig. N b, c u. O a, g) lassen dieselben Erscheinungen mehr oder weniger deutlich erkennen. Relativ gerade gestreckt dagegen ist das Neuroid in Textfig. N e. Es ergibt sich: Auf der einen Seite aktive Kontraktilität, auf der anderen passive Verlagerung! Die Schnittserie Textfig. S a—d zeigt eine große Anzahl relativ dicker und kontrahierter Myoneme (*M*)



Textfig. S a—d.

Schnitte durch die Körperwandung. Myoneme und Neuroide sichtbar. LEITZ Comp. Oc. 4; Obj. $^1/_{12}$ Hom. Immers. Apert. 1,20.

M Myonem. *N* Neuroid. *NW* Neuroidschlängelung. *V* Verbindung von Neuroid und Myonem. *Na* Nahrungspartikel. *K* Neuroidknöpfchen.

mit ihren zugehörigen Neuroiden (*N*). Aus der Zeichnung geht, wie ich glaube, die Zugehörigkeit der kontraktilen Fibrille zu ihrem Myonem hervor. Wo sie zu fehlen scheinen, liegen die Neuroide außerhalb der Schnittebene, um sich im nächsten oder übernächsten Schnitt wieder einzufinden. Auffallend ist die durch die Kontraktion

des Tieres bedingte außerordentlich starke wellige Verlagerung der Neuroide (*NW*, Textfig. S a—d), während die Myoneme mit wenigen Ausnahmen einen ziemlich geraden Verlauf erkennen lassen. Textfig. S a, c, d zeigen an verschiedenen Stellen kleine punktförmige Neuroidverdickungen *K*, auf die ich schon in Textfig. P hinwies. Auf ihre Bedeutung werde ich, wie ich auch oben schon erwähnte, später noch einzugehen haben.

5. Topographische und funktionelle Beziehungen zwischen Neuroid und Myonem.

Die topographischen Beziehungen zwischen Neuroid und Myonem lassen besser als die eben erwähnten Abbildungen (Textfig. S a—d) die Querschnittbilder Taf. 1 Fig. 5, 6, 7, 8 erkennen. Von diesen sind Fig. 5, 6 reine Querschnittsbilder, während in Fig. 7, 8 die Schnittebene schräg zur Längsachse des *Stentor* verläuft.

Die Neuroide *N* liegen außerhalb und gelegentlich etwas lateral von ihren zugehörigen Myonemen (Fig. 5, 6, Taf. 1). Wie erwähnt, liegen in Fig. 7, 8 keine reinen Querschnitte vor. Die Myoneme und Neuroide erscheinen infolgedessen nicht ellipsen- resp. punktförmig, sondern lassen eine etwas größere Strecke von ihrem Verlauf erkennen.

Wenn es sich nach der Annahme Neresheimer's bei diesen Gebilden um nervöse Elemente handelt, so erhebt sich die Frage nach den Beziehungen zwischen Neuroid und Myonem. Für die funktionelle Beurteilung der Neuroide scheint mir die Entscheidung dieser Frage von größter Wichtigkeit zu sein. Neresheimer vernachlässigt sie völlig.

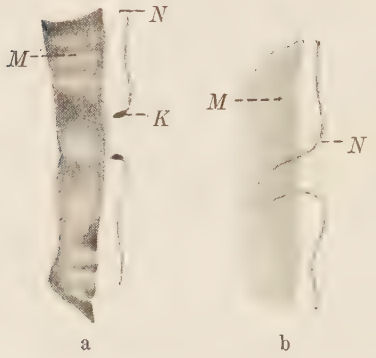
Einige Präparate (Textfig. O a—g) lassen enge Beziehungen zwischen Neuroid und Myonem stark vermuten. So zeigen die Textfig. O a, f einen direkten Übergang von Neuroid und Myonem Weniger deutlich, aber in prinzipiell ähnlicher Weise ist diese Verschmelzung beider Elemente aus den Textfig. O b, e ersichtlich. Besonders wertvoll scheinen mir die Präparate Textfig. O c, d, g. Während in den eben erwähnten Abbildungen das Neuroid als Ganzes im Myonem sein Ende erreicht zu haben scheint, finden sich hier Neuroidstränge; der Hauptstamm hat zur Myonemversorgung nur einen Ast abgegeben.

6. Neuroidknöpfchen und ihre Deutung.

Weiter oben erwähnte ich das wiederholte Auffinden von verdickten „Neuroidknöpfchen" in meinen Präparaten (Textfig. P, S a, c, d, T). Vielleicht dürfte diese Erwähnung nicht uninteressant

sein, denn schon NERESHEIMER machte dieselbe Entdeckung. Ich habe diese eigentümlichen Modifikationen gewisser Neuroide eingehend untersucht und konnte feststellen, daß sie in Wirklichkeit überhaupt nicht bestehen, sondern lediglich optische Täuschungen darstellen.

Textfig. U und V stellen einen schematischen Deutungsversuch der in Textfig. T a und T b wiedergegebenen mikroskopischen Bilder dar und bedeuten damit zugleich eine kritische Stellungnahme zu den auch von NERESHEIMER gesehenen „Endknöpfchen". Textfig. T a



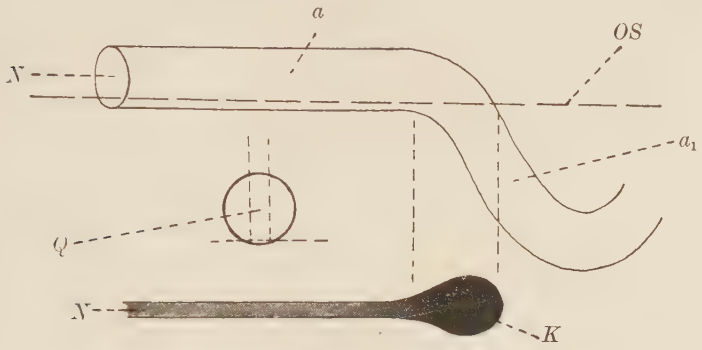
Textfig. T.
a) Leicht gewelltes Myonem. An seiner rechten Seite scheinbar zwei Neuroide mit „Endknöpfchen". b) Dasselbe Bild nach leichter Tubussenkung. Aus den scheinbar zwei Neuroiden ist eins geworden.
N Neuroid. *M* Myonem. *K* Neuroidknöpfchen.

zeigt ein Myonem, das scheinbar von zwei Neuroiden mit je einem „Endknöpfchen" begleitet wird. Bei ganz feiner und vorsichtiger Senkung des Tubus ändert sich das Bild. Textfig. T a wird zu Textfig. T b. Die Endknöpfchen sind verschwunden. Aus den scheinbar zwei Neuroiden ist eins geworden. In Textfig. U habe

Textfig. U.
Schematische Wiedergabe der Beobachtungen an Fig. T a und T b.
PH Protoplasmahülle. *PMa* Protoplasmamark. *N* Neuroid. *M* Myonem.

ich beide Phänomene in einem Schema wiederzugeben versucht. Das zweite Schema (Textfig. V) stellt den isoliert gezeichneten Verlauf des willkürlich vergrößerten Teilstückes *a* (Textfig. U) von dem in Textfig. T beobachteten Neuroid dar. Die Linie *OS* gibt den optischen Schnitt wieder, der durch eine bestimmte Tubussenkung erreicht wird. Es ist klar, daß bei dieser Einstellung von dem horizontal verlaufenden Abschnitt des Neuroids nur ein kleines Segment sichtbar ist

(Textfig. V *Q*), während von dem schräg nach unten verlaufenden Neuroidteil (Textfig. V a_1) die ganze Zirkumferenz in die Erscheinung tritt. Die dunklere Färbung des „Knöpfchens" erklärt sich zwanglos dadurch, daß an dieser Stelle mehr Substanz geschichtet liegt.



Textfig. V.

Schematische Wiedergabe eines Teiles vom Neuroid ab (Textfig. U). Der Eindruck des optischen Schnittes *OS* ist nach unten projiziert und gibt das Phänomen des Endknöpfchens K von Textfig. T a wieder.

a Horizontal verlaufendes Teilstück des Neuroids *N*. a_1 Schräg nach unten verlaufendes Teilstück. *N* Neuroid. *Q* Querschnitt des schematisierten Neuroids. *K* Neuroidknöpfchen. *OS* Optische Schnittebene durch das schematierte Neuroid *N*.

Die Indiskutabilität der oben erwähnten Neresheimer'schen Vermutungen, die sich auf einer vermeintlichen morphologischen Differenzierung seiner Neurophanenden begründen, ergibt sich nach diesen Ausführungen von selbst.

7. Einfluß von 0,4 proz. Na_2SO_4-Lösung auf die Motilität von *Stentor coeruleus*.

In Anlehnung an Koltzoff'sche Versuche, die ihm ideal gestreckte Präparate von *Zoothamnium alternans* verschafften, versuchte ich auf dieselbe Art gestreckte *Stentoren* zu bekommen. Wenn ich dabei trotz vieler Mühe zu einem negativen Resultat gelangte, so konnte ich doch Beobachtungen anstellen, die den oben zitierten Neresheimer'schen toxikologischen Untersuchungsergebnissen nicht unähnlich sind.

Deshalb möchte ich sie hier kurz erwähnen.

Zur mikroskopischen Beobachtung brachte ich einige *Stentoren* in einem Tropfen Wasser auf einen Objektträger. Unbeabsichtigt fanden sich bei der Untersuchung einige Flagellaten und kleine

Infusorien mit den *Stentoren* vergesellschaftet. Um den Tieren genügende Bewegungsmöglichkeit zu lassen, unterstützte ich das Deckglas durch Glashärchen. Mit einem spitz zugeschnittenen Streifen Fließpapier saugte ich auf der einen Seite langsam Wasser ab, ohne dabei die *Stentoren* in ihrem freien Umherschwimmen zu beeinträchtigen. Mit einer feinen Pipette ließ ich auf der anderen Seite Spuren einer 0,4 proz. Na_2SO_4-Lösung zufließen. Es zeigte sich dabei folgendes: Schon nach 8—12 Minuten zeigten sich deutliche Veränderungen in dem Verhalten der *Stentoren*. Ihre Bewegungen wurden träger bis sie ganz aufhörten. Nach einigen weiteren Minuten wurde auch der Cilienschlag der einigermaßen ausgestreckten Tiere schwächer, bis auch er ruhte. Stärkeres Beklopfen des Objektträgers und derbe Berührungen des *Stentor* mit der Nadel blieben ohne jeglichen Erfolg. Auffallend war nun, daß die zufällig mit den *Stentoren* vergesellschafteten Infusorien und Flagellaten nichts von ihrer bekannten Beweglichkeit eingebüßt hatten. Sie rannten gelegentlich gegen den plump und bewegungslos daliegenden *Stentor*, ohne daß dieser auf solche taktile Reize etwa mit einer Kontraktion geantwortet hätte. War der Anprall genügend kräftig, so drehte sich der *Stentor* um seine eigene Achse; die einzigste Antwort auf diesen relativ groben Reiz. Beim Versuch, das z. T. gut gestreckte Tier zu konservieren, kontrahierte es sich jedesmal. NERESHEIMER machte dieselbe Erfahrung. — In der Deutung des Verhaltens dieses doch scheinbar gelähmten Tieres schließe ich mich NERESHEIMER an, der hierin eine idiomuskuläre Bewegung zu sehen glaubt. In meinem Falle würde es sich um die chemische Einwirkung der Fixierungsflüssigkeit auf die durch die 0,4 proz. Na_2SO_4-Lösung nicht angegriffenen kontraktilen Elemente handeln. Wiederholungsversuche ergaben das gleiche Resultat.

Auch hier zeigt sich eine im Gegensatz zu anderen Protozoen erhöhte Empfindlichkeit des *Stentor* lähmenden Agentien gegenüber.

Es muß aber betont werden, daß diesen Versuchen, so bestechend sie auch auf den ersten Blick sein mögen, irgendeine Beweiskraft nicht zukommen kann, wenn die Tiere auch morphologische Grundlagen für diese Reizphänomene bieten. Ich hoffe, diese Versuche später weiter ausbauen zu können.

Immerhin glaube ich, lagen angesichts der hohen und feinen Differenzierung des *Stentor* berechtigte Gründe vor, nach reizleitenden Organellen zu fahnden. Die morphologische Struktur dieser von NERESHEIMER und mir gefundenen Gebilde und ihr färberisches Verhalten sind Tatsachen, die zwar ihr Gewicht nicht ohne weiteres

zugunsten des Neuroidproblems in die Wagschale werfen können, dafür aber auf das deutlichste ihre Eigenart unterstreichen.

Gewiß könnte man einwenden, die Myoneme der Protozoen liegen in der Zelle und befinden sich in innigster Berührung mit dem Cytoplasma, so daß vielleicht deshalb etwas der Innervierung und somit den Nerven der Metazoen entsprechendes nicht nötig ist. Dieser Einwand ist nicht ungerechtfertigt, weil er vorläufig nicht zu widerlegen ist. Unmöglich aber kann er die Existenz von Gebilden leugnen, deren Funktion noch zur Diskussion steht. Zu einer Klärung des Nervenproblems bei Protozoen scheint mir dieser Einwand wenig beizutragen, vielmehr nur unnötige und unüberwindbare Schwierigkeiten in die Formulierung des Problems einzuführen. So bedeutet dieser Einwand nur eine Erklärung durch eine Unbekannte.

Ich möchte nicht entfernt den Anspruch erheben, durch meine rein morphologischen Untersuchungen die bezüglichen Fragen auch nur annähernd beantwortet zu haben. Doch scheint mir dieser Beitrag nicht wertlos, wenn er noch ungelöste Probleme ans Licht zog und einige Aufmerksamkeit auf sie lenkte.

8. Reaktion von *Stentor coeruleus* auf Induktionsströme.

Über die Empfindlichkeit von *Stentor* machte ich ähnliche Erfahrungen wie Rösle. Bei Reizungen mit Induktionsströmen konnte er eine größere Empfindlichkeit dieses Infusors im Gegensatz zu anderen beobachten. In seiner Arbeit „Die Reaktion einiger Infusorien auf einzelne Induktionsschläge“ bemerkt er folgendes: „Von allen Infusorien, die ich zu meiner Untersuchung herangezogen hatte, zeigten sich bald die *Stentoren* als die geeignetsten Versuchsobjekte, da sie eine viel höhere Reizbarkeit zu besitzen scheinen als alle übrigen.“ Im Gegensatz zu allen anderen von Rösle untersuchten Infusorien (*Paramaecium aurelia*, *Oxytricha parallela*, *Stylonychia mytilus*, *Vorticella nebulifera* und *Vorticella microstoma*) wurde die Schwelle für Induktionsströme bei *Stentor* bedeutend früher als bei den anderen untersuchten Tieren erreicht. Dieses abweichende Verhalten bringt Rösle merkwürdigerweise mit dem verschieden großen Volumen der Ciliaten in Zusammenhang, so daß man nach ihm sagen müßte: Die Erregbarkeit eines Protozoon ist seinem Volumen direkt proportional. Ich kann mich dieser Ansicht nicht anschließen. Die Annahme nervöser Organellen scheint mir plausibler, um so mehr, als es nicht an morphologischen Grundlagen dafür zu fehlen scheint.

Meinen Neuroiden auffallend ähnliche Gebilde fand LEBEDEW (1909) bei einem marinen Infusor, der *Trachelocerca phoenicopterus* COHN. Auf Quer- und besonders auf Längsschnitten fand sich neben den Myofibrillen eine zweite Fibrillenart. Sie läuft dem Myonem parallel, ist aber von ihm durch eine Basalkörperchenreihe getrennt. Auch die Querschnittsbilder zeigen Basalkörperchen der Wimpern und zwei quergeschnittene Fibrillen. Die Existenz einer zweiten Fibrille unterliegt somit keinem Zweifel.

Die Gestalt dieser zweiten Fibrillenart unterscheidet sich deutlich von der der Myofibrillen. Die rosenkranzförmige Gestalt letzterer fehlt ihnen (vgl. rosenkranzartige Gestalt der NERESHEIMER'schen Neurophane S. 40). In dem Größenverhältnis beider Fibrillen liegt eine völlige Übereinstimmung vor mit meinen Ergebnissen, während die NERESHEIMER'schen Befunde abweichen.

Die Frage nach der physiologischen Bedeutung dieser zweiten Fibrille läßt er offen, gibt aber der Vermutung Ausdruck, es könnte sich um ähnliche Gebilde handeln, wie die von NERESHEIMER entdeckten Neurophane. Er verläßt damit die Frage und betont die Notwendigkeit der experimentellen Beweisführung zur Lösung dieses Problems.

Im Gegensatz zu diesen Auffassungen stehen die Ansichten anderer Autoren (SCHUBERG 1891, MAIER 1903, SCHRÖDER 1906, GRIFFIN 1910), die den Fibrillensystemen der Protozoen lediglich Stütz- oder Kontraktionsfunktionen zuschreiben möchten.

9. Amerikanische Arbeiten über das Neuromotorsystem bei Protozoen.

Es ist ein Gefühl der Unzulänglichkeit, das einem nicht erspart bleibt, wenn man das bisher Beschriebene übersieht. Mit Ausnahme vielleicht der METZNER'schen Arbeit handelt es sich bei denen der übrigen zitierten Autoren — auch ich schließe mich nicht aus — nur um die Beschreibung eines Nerventorso. Überall klaffen Lücken in der Beweisführung. Es genügt eben nicht, bestimmte Strukturen festzustellen, sondern vor allem auch ihre physiologische Funktion sicher zu begründen. Und wenn ich selbst oft an der richtigen Deutung meiner morphologischen Untersuchungsresultate gezweifelt habe, so scheinen neuere amerikanische Arbeiten diesen Zweifeln ihre Berechtigung zu nehmen.

So beschreibt SHARP 1914 in einer Arbeit über *Diplodinium ecaudatum*, ein überaus empfindliches, bewegliches und auf äußere Reize sehr leicht ansprechendes Protozoon, ein in sich zusammenhängendes kompliziertes Fibrillensystem. Er nennt

es "neuromotor apparatus", "a structure so intimately and so peculiarly connected with the motile parts of the body that its function as a neuromotor apparatus is strongly indicated". Es erinnert dieser „Apparat" sehr an die von METZNER bei *Lamblia intestinalis* gefundenen Verhältnisse.

Der SHARP'sche Apparat besteht aus einem Zentralorgan, der "central motor mass or motorium" mit Fasern, die nach der Peripherie ausstrahlen. Mikrophotogramme bestätigen diese durch gute Zeichnungen wiedergegebenen Verhältnisse.

Von dem "motorium" laufen Fibrillen nach verschiedenen Richtungen. Je eine dieser Fasern strebt den Wurzeln der dorsalen und adoralen Membranellen zu (dorsal motor strand und ventral motor strand). Besonders interessant ist vor allem der augenscheinlich präzise Anschluß eines Substanzringes, "circumoesophageal ring", der den Ösophagus des Tieres umgibt mit der "central motor mass" durch den "oesophageal ring strand". Die Wandung des Ösophagus zeigt neben kontraktilen Fibrillen zahlreiche äußerst kompliziert angeordnete Fasern, die funktionell dem Nervensystem zuzuschreiben sind ("which are deemed neural in function"). Eine Reihe weiterer Fasern verlaufen vom Zentralorgan, dem "common centre of motor influences", in das Ectoplasma des "operculum" (opercular fibers).

Jede dieser Fasern kann nach SHARP einen oder mehrere Äste abgeben, was an das gelegentlich ähnliche Verhalten meiner Neuroide (Textfig. O c, d, f) erinnert.

Auffallend ist das Verhalten der Membranellen, die auch, wie oben erwähnt, mit dem Zentralorgan verbunden sind. Beobachtungen am lebenden Tiere zeigten eine überraschende Selbständigkeit und Unabhängigkeit der einzelnen Membranellen in ihrer Tätigkeit voneinander. "This fact leads to the believe that each penicillate membranelle is supplied by an individual 'nerve fiber'."

Eine kontraktile oder stützende Funktion dieses Fibrillensystems glaubt SHARP ausschließen zu können.

Wenn er es auch immerhin für möglich hält, daß hier ein Zustand vorliegt, in dem die nervösen, kontraktilen und stützenden Elemente sich auf einer so primitiven Entwicklungsstufe befinden, die eine scharfe Trennung in rein nervöse, rein kontraktile und rein stützende Strukturen nicht zuläßt, so sagt er doch am Schluß seiner Arbeit: "The structural and functional relations of these parts are such as to indicate that they constitute a neuromotor apparatus."

Argumente gegen den "neuromotor apparatus" von SHARP enthält eine Arbeit von BRAUNE. Er bearbeitete dieselbe Gruppe, die *Ophryoscolecidae*, wie SHARP. Für *Ophryoscolex purkynjei* STEIN beschreibt er einen großen Fibrillenreichtum, Strukturen, die augenscheinlich dieselben zu sein scheinen, wie sie SHARP bei *Diplodinium* sah. Aus seinen Untersuchungen geht hervor, daß diese Fibrillen einfache elastische Stäbchen sind, denen nur Stützfunktion zukommt. Die von SHARP bei *Diplodinium* gefundene "motor mass" scheint BRAUNE übersehen zu haben oder bei *Ophryoscolex purkynjei* fehlt eine ähnliche Struktur. Immerhin dürften die Mikrophotogramme überzeugender und naturgetreuer sein als die BRAUNE'schen Zeichnungen.

In einem hypotrichen Ciliaten, *Euplotes patella*, beschreibt YOCOM ein Fasersystem, das in seinen Anfängen schon von MAUPAS (vgl. p. 37) im Jahre 1883 entdeckt wurde. Morphologisch und funktionell ist es dem "neuromotor apparatus" von *Diplodinium ecaudatum* an die Seite zu stellen. Daher bezeichnet auch YOCOM sein Fasersystem mit "neuromotor apparatus". Es besteht ebenfalls aus einem „motorium" im Sinne SHARP's, dem Zentrum des ganzen Systems. Mit diesem "center of coordination" werden die fünf Analcirren durch Fasern verbunden. Eine

weitere Fibrille stellt die Verbindung dar zwischen dem "motorium" und den Cytostommembranellen. An diese Fibrille schließt sich im Bereich der vorderen Cytostomlippe eine gitterartige sensible Fibrillenstruktur an. Von den Frontal-, Ventral- und Marginalcirren gehen Fasern aus, für die eine Verbindung mit dem Zentrum nicht beschrieben wird. Einzelheiten müssen in der Originalarbeit nachgelesen werden. "The anatomical continuity of this fibrillar system, its selective staining properties, the anterior, free position of the motorium and the intimacy of its several branches with the large, vigorous anal cirri, with the peculiar diffused lattice-work of the oral lip and with the ever active membranelles, these were significant features with strongly suggestes that the whole, unique arrangement must have a function more highly spezialized than merely that of the support or even one of contractility" (TAYLOR: Neuromotor apparatus in Euplotes).

Auf der Basis dieses Neuromotorsystems bestehen also einerseits innige Beziehungen zwischen den Bewegungsorganellen und denen, die der Nahrungsaufnahme dienen und andererseits zwischen den Bewegungs- und Empfindungsorganellen, die sich in der vorderen sensiblen Cytostomlippe finden.

Membranellenbewegung und Lokomotion des Tieres bei der Nahrungsaufnahme sind so koordiniert. Ortsbewegungen als Antwort auf Empfindungen, perzipiert von den vorderen Cytostommembranellen und dem Fibrillengitter in der vorderen Cytostomlippe, werden so verständlich.

Es liegt nahe, hierin ein histologisches Substrat für die Erfüllung des biologischen Grundbedürfnisses, der Erhaltung des Individuums, zu vermuten.

Nicht allein bei den höchst differenzierten Protozoen, den Ciliaten, ist ein sogenannter "Neuromotorapparatus" beschrieben worden. Mit demselben Namen belegte man weniger komplizierte Fibrillenstrukturen, die sich bei den primitiveren Flagellaten und selbst bei einer einfachen Erdamöbe vorfinden.

Auf die einzelnen Arbeiten hier genauer einzugehen, würde zu weit führen. Ich muß deshalb auf die Originalarbeiten verweisen, die ich hier kurz zitieren möchte.

Einen sehr primitiven „Neuromotor Apparat" fanden ALEXEIEFF (1912) bei *Prowazekia* oder *Prowazekella* und WILSON (1916) bei der einfachen *Naegleria*, einer Amöbenart, und ferner SWEZY (1916) bei *Polymastix*. Ein Jahr früher (1915) beschrieben KOFOID und SWEZY ein solches Fibrillensystem bei *Trichomonas* und KOFOID und CHRISTIANSEN bei *Giardia*.

Bei ihren Studien an Termitenparasiten stießen 1919 KOFOID und SWEZY auf Protozoen, die ein mehr oder weniger gut ausgebildetes Neuromotorsystem erkennen ließen.

Streblomastix strix weist einen relativ einfach gebauten Neuromotorapparat auf, der aus Centrosom, Blepharoplast, 4 Myonemen und 6 Geißeln besteht und

durch den Rhizoplasten mit dem Kern verbunden ist. Die Myoneme werden hier eigentümlicherweise zu dem Neuromotorapparat hinzu gerechnet.

Ein höher entwickeltes Fibrillensystem weist *Trichomitus termitidis* auf, obwohl es prinzipiell denselben Aufbau wie bei *Streblomastix* zeigt. Durch den Rhizoplasten mit dem Kern verbunden sind hier Centroblepharoplast, Parabasalkörper, die undulierende Membran und die Geißeln.

Ein strukturell hoch differenzierter Flagellatentypus ist *Trichonympha campanula* sp. nov., die ein entsprechend gut entwickeltes Neuromotorsystem aufweist, dessen Einzelheiten in der Originalarbeit nachgelesen werden müssen. — Das Fasersystem von *Leidyopsis sphaerica* ist dem von *Trichonympha* nicht unähnlich. Auch hier muß ich auf die Originalarbeit verweisen.

Kofoid und Swezy fanden 1922 ein bilaterales Neuromotorsystem bei *Giardia enterica*, auf das ich der Vollständigkeit halber hingewiesen haben möchte.

Für *Balantidium coli* und *Balantidium suis* beschreibt 1922 McDonald ein hoch entwickeltes und vollständiges Neuromotorsystem. Seine Beschreibung ist so ausführlich und kompliziert, daß ich mir eine Wiedergabe an dieser Stelle versagen muß. Erwähnen möchte ich aber, daß auch dieses Fasersystem die Wechselbeziehungen von Nahrungsaufnahme und Lokomotion zu sichern scheint, wie es für *Diplodinium ecaudatum* (Sharp) und *Euplotes patella* (Yocom) beschrieben wurde.

Einen würdigen Beitrag fanden diese Publikationen durch die Arbeit von Taylor. Sie macht sich die morphologischen Untersuchungsergebnisse von Yocom für experimentelle Zwecke zunutze. Das ist der Vorzug dieser Arbeit gegenüber den früheren.

Mit Hilfe des „Barber microdissection apparatus" sucht der Autor die nervös leitende Funktion des Yocom'schen Neuromotorsystems bei *Euplotes patella* zu beweisen.

Seine Einschneidungsversuche hatten folgendes Ergebnis:

Ein Einschnitt an irgendeiner Stelle ohne Verletzung des Neuromotorsystems alteriert die Bewegung des Tieres in keiner Weise.

Zerstörung des Motoriums oder Durchschneidung der Fasern, die mit ihm in Verbindung stehen, hebt die Koordination von Cirren- und Membranellenbewegung auf.

Wird die Membranellenfibrille durchschnitten, so bewegen sich die rechts und links vom Schnitt gelegenen Membranellen in verschiedener Weise. Beim Schwimmen zeigt das Tier dann abnorme Spiraldrehungen.

Durch diese Resultate hält Taylor die nervös koordinierende Funktion des Neuromotorapparates für erwiesen.

Sollten nachprüfende Arbeiten dasselbe Resultat ergeben, so scheinen mir die Taylor'schen Versuche beweiskräftig zu sein.

Besprechen möchte ich noch den Neuromotorapparat von *Paramaecium*. Er wurde 1922 von Rees beschrieben und ähnelt in vielen Beziehungen dem Fibrillensystem von *Euplotes* und *Diplodinium*. Durch ein verwickeltes Fasernetz, auf das schon Schuberg 1905 aufmerksam machte (vgl. p. 38), sind auch hier die Membranellen des Cytopharynx mit den Bewegungsorganellen verbunden. Außerdem sind alle Cilien des Tieres mit dem Zentrum des Systems, dem Motorium, verknüpft.

Interessant sind Neuromotorfasern, die zu den Verteidigungsorganellen dieses Tieres, den Trichocysten, ziehen. So ist das *Paramaecium* das einzigste Protozoon unter den hier beschriebenen, das ein innerviertes Verteidigungssystem aufweist.

Wie Taylor, so stützt auch Rees seine morphologischen Befunde durch das Experiment und fand eine funktionelle Verknüpfung aller *Paramaecium*-Organellen durch ein kompliziertes Neuromotorsystem.

Seine Ergebnisse beschließt er mit folgenden Betrachtungen: "The neuromotor system of *Paramaecium*, therefore, as has been demonstrated by the foregoing description of the neuromotor center and the peripheral and cytopharyngeal fiber systems, is, from a morphological point of view, a structurally adapted, coordinating mechanism. It is easily compared with a metazoan nervous system, being composed of fibers that connect the organelles of locomotion, nutrition, and defense with a definite center."

Soweit ich an Hand der mir zugänglichen Literatur beurteilen kann, stammt die neueste Arbeit dieser Richtung ebenfalls von einem amerikanischen Autor. Es handelt sich um die rein morphologische Beschreibung des primitiven Neuromotorapparates von *Menoidium incurvum* durch HALL (1923). Er besteht aus einer einfachen Geißel, die mit dem Blepharoplast verbunden ist und durch den Rhizoplasten mit dem Kern zusammenhängt.

10. Schlußbetrachtungen.

Allem Anschein nach liegt hier eine kontinuierliche Entwicklungsreihe des "neuromotor apparatus" vor und vielleicht läßt sich gestützt auf die Literatur eine Stufenleiter für ein „Nervensystem" bei den Protozoen konstruieren, die, bei den einfachen Amöben beginnend über die Flagellaten hinaufführt bis zu den komplizierten Ciliaten. Wieweit diese Hypothese haltbar ist, möchte ich nicht entscheiden.

Um sich nun aus allem ein objektives Gesamturteil zu bilden, bleibt nichts übrig, als die Diagonale aus dem Parallelogramm der streitenden Kräfte zu ziehen. Man wird dann, glaube ich, zu der Einsicht kommen, daß die alte Definition, die Protozoen seien einfache einzellige Organismen, überholt ist. Kaum wird man sich dem Eindruck verschließen können, hier eine sinnreiche und zweckmäßige Koordination aller Teile vor sich zu haben, die die Existenz eines Nervensystems, wenigstens aber seiner Anfänge, glaube ich, stark vermuten läßt.

Schwierig ist die Begründung seiner nervösen Funktion. Dieses Geständnis, gepaart mit der traditionellen Ansicht von der Einfachheit der Protozoen, das Dogma der Zelltheorie, sie bedingten den Konservatismus Problemen gegenüber, die eine Beleuchtung und Bearbeitung zu verdienen scheinen.

V. Peristomfeld, Cytostom und Cytopharynx.

1. Peristommembranellen und ihr innerplasmatischer Basalapparat.

a) Ihr morphologischer Aufbau.

Häufig war *Stentor coeruleus* Gegenstand eingehender morphologischer Untersuchungen. Um so auffallender muß es daher erscheinen, daß die Frage nach dem morphologischen Aufbau der besonders differenzierten vorderen, terminalen Endfläche des Tieres, des Peristomfeldes und dessen innerplasmatischer Fortsetzung, so wenig Bearbeiter fand.

Tragen Deutung und Wertung der oben geschilderten morphologischen Untersuchungsergebnisse durch die Unmöglichkeit, gestreckt konservierte *Stentoren* einer exakten morphologischen Untersuchung zuzuführen, schon aus diesem Grunde den Stempel der Einseitigkeit, so kann es nicht verwunderlich erscheinen, daß die Frage nach dem feineren Aufbau der Peristom- und Mundverhältnisse dieses Ciliaten zu den grundsätzlich schwierigsten Problemen der *Stentor*-Morphologie gehört.

Das, glaube ich, macht es verständlich, daß seine Lösung so unverhältnismäßig lange auf sich warten ließ.

Wenn ich es trotz dieser Schwierigkeiten wage, eine feinere Morphologie dieser bisher ungeklärten Verhältnisse vorzulegen, so bin ich mir auch hier der Möglichkeit einer unvollständigen Wiedergabe bewußt.

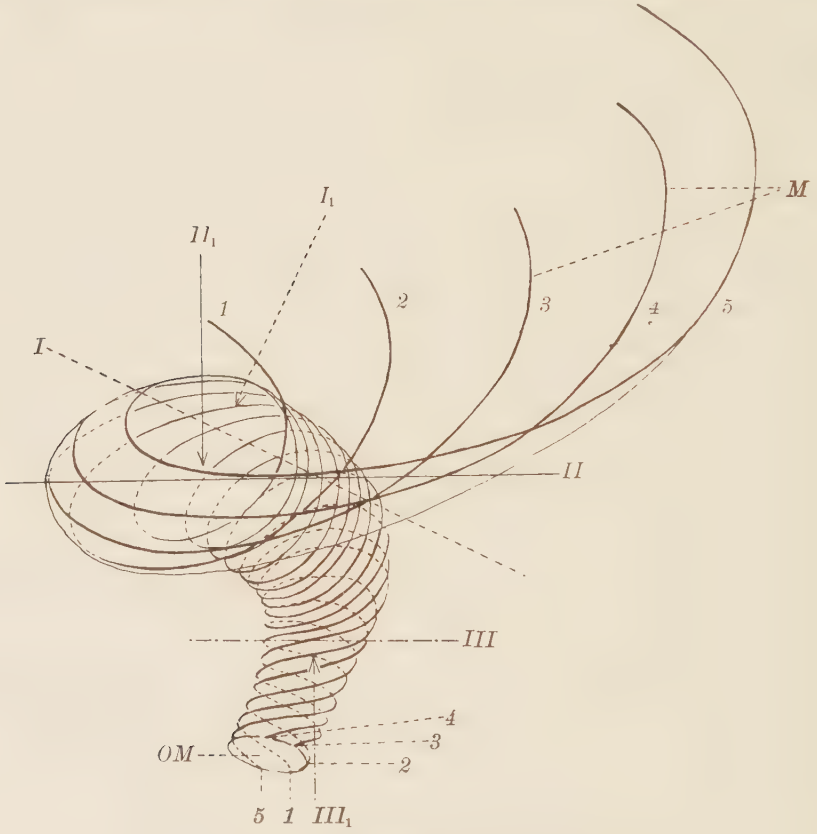
Eine große Anzahl von Serienschnitten in Verbindung mit ausgedehnten und häufig wiederholten Lebendbeobachtungen gaben mir eine solch klare Vorstellung der Bauverhältnisse des Peristoms und seines weiteren Verlaufes ins Innere des Tieres, daß ich mich an seine plastische Wiedergabe heranwagen konnte.

Ich ging dabei so vor, daß ich zunächst den am lebenden und festgehefteten Objekt leicht zu beobachtenden Nahrungsweg festhielt, um mir dann, diesem Wegweiser folgend und fußend auf meine mikroskopischen Serienschnitte, ein Drahtmodell zu konstruieren, das ich in der Textfig. W wiederzugeben versucht habe.

Aus der großen Anzahl der Schnittpräparate, die mir bei dieser Rekonstruktion als Unterlage dienten, habe ich neben der Schnittserie Fig. 18—29, Taf. 3 u. 4 nur drei Abbildungen (Fig. 9, 10, 11, Taf. 1) wiedergegeben, die mir besonders bezeichnend und instruktiv zu sein scheinen.

Bevor ich aber auf die Besprechung des feineren Baues der Peristom- und Mundverhältnisse eingehe, möchte ich eine kurze Beschreibung der Membranellen von *Stentor coeruleus* vorwegnehmen, da sie von den Angaben früherer Autoren abweichen.

Es ist die adorale Membranellenzone, die äußere Begrenzung des Peristomfeldes, deren feineren Bau ich besprechen möchte.



Textfig. W.

Schematische Rekonstruktion des Myonemverlaufes im Peristomfeld, Mund, Schlundkopf und Schlund auf Grund von Lebendbeobachtungen und Serienschnitten. Gleichzeitig sind in dieser Zeichnung zum Verständnis von Fig. 9, 10, 11 der Taf. 1 deren ungefähre Schnittlagen angegeben.
M Myonem. *OM* Osophagusmündung.

Ohren- oder nierenförmig wird das Peristomfeld von diesem Wimperband umsäumt, dessen Elemente die extracytoplasmatisch gelegene Membranelle und ihr intracytoplasmatischer Basalapparat darstellt. Beide gehören morphologisch und funktionell zusammen

und finden, zum Peristomfeld gehörend, als Organellen für die Nahrungsaufnahme Verwendung.

Sind die Ansichten der verschiedenen Bearbeiter über den feineren Bau der Membranelle einigermaßen einheitlich, so wird ihre intracytoplasmatische Fortsetzung sowohl morphologisch als auch physiologisch durchaus verschieden beurteilt.

Die Bezeichnung „Membranelle" stammt von Sterki aus dem Jahre 1878. Frühere Autoren, Stein und Simroth, vertraten die Ansicht, die adorale Zone von *Stentor* sei von großen Cilien besetzt, doch stellen sich alle späteren Untersucher auf den Standpunkt Sterki's.

Im allgemeinen ist die Membranelle dadurch charakterisiert, daß in ihr eine Mehrzahl von Einzelcilien durch äußere Verwachsung und Verklebung als eine funktionelle Einheit, als ein physiologischer Verband höherer Ordnung in die Erscheinung tritt. Die durch die Einzelcilien bedingte fibrilläre Streifung *FStr* (Textfig. X) ist eine doppelte. Zwei Lamellen verschmolzener Cilien *L* (Textfig. X 6) bilden die *Stentor*-Membranelle. Die Basalkörperchen *BK* (Textfig. X 6) dieser einzelnen Cilien sind demnach in zwei Reihen feiner eng benachbarter Pünktchen angeordnet. Ihre Gesamtheit bildet den Basalsaum *BS* (Textfig. X, Y).

In dieser Auffassung stimme ich mit den früheren Untersuchern (Bütschli und Schewiakoff, Schuberg, Whitman, Johnson, Maier, Neresheimer, Schröder) überein, die die bilamellöse Struktur der Membranellen feststellen konnten.

Whitman erörtert in seinen Ausführungen über die Unzulänglichkeit der Zelltheorie den feineren Aufbau der *Stentor*-Membranellen und führt dabei folgendes aus: "The membranellae of the frontal field of *Stentor* consist of two thin, adherent plates, each of which represents a number of coalesced cilia."

Den Aufbau der Membranellenbasis, des Basalsaumes, erkannte auch Johnson richtig, wenn er sagt: "This I regard as homologous with the 'basal piece' of a cilium, and has in young membranellae precisely the same appearence as in cilia."

Die Verankerung der Membranellen wurde genauer bekannt durch Schuberg. Nach seiner Auffassung soll sich die von der Breitseite beobachtete Membranelle in Gestalt eines etwa dreieckigen Plättchens in das Innere des *Stentor* fortsetzen. Diese „Basallamelle", deren Basis der „Basalsaum" der zugehörigen Membranelle darstellt, zeigt weder die bilamellöse Membranellenstruktur noch eine fibrilläre Zusammensetzung und verjüngt sich zu einer feinen Fibrille, dem

„Endfädchen". Eine Verbindungsfaser, die „Basalfibrille", verknüpft die Endfäden aller Basallamellen, ist im ganzen Verlauf der adoralen Zone sichtbar und „erscheint mitunter leicht gewellt". Aufzufassen ist diese wellenförmige Kräuselung nach SCHUBERG als eine passive Verlagerung der Fibrille, als Kontraktionseffekt der Peristomfeldmyoneme.

Ganz andere Gedankengänge verfolgt SIMROTH, die mir selbst an Hand seiner Abbildungen nicht genügend klar wurden.

Immerhin ist es bemerkenswert, daß schon er „kurze, bald verschwimmende Fadenansätze" an den Peristomwimpern von *Stentor* feststellen konnte und dabei zu folgendem Urteil kam: „Es ergab sich also, daß zu jeder Peristomwimper eine besondere Faser hinzutrat." Nun vermutet aber SIMROTH irrtümlicherweise eine Verbindung und Beziehung der Peristomwimpern mit den Streifen des Peristomfeldes. Die Angaben späterer Beobachter und auch meine Untersuchungen, die ich weiter unten erörtern werde, scheinen mir zu Genüge darzutun, daß diese SIMROTH'sche Auffassung schwerlich haltbar ist.

Ähnliche Strukturen sah auch BRAUER. Leider sind aber seine Angaben unvollständig, auch fehlen Abbildungen.

In fast allen Punkten stimmt JOHNSON mit SCHUBERG überein. Auch er beschreibt eine "basal plate and its terminal filament" und nimmt wie SCHUBERG eine „Basalfibrille" an: "When the zone is examined in longitudinal optical section, a third intrapellicular structure is visible, the connecting filament — the ‚Basalfibrille' of SCHUBERG." Sogar am lebenden *Stentor* will er diese Struktur beobachtet haben.

Während die SCHUBERG'schen Angaben ferner von WHITMAN und MAIER bestätigt wurden, kam NERESHEIMER zu einer anderen Auffassung, die er dahin präzisiert: „. . . bei etwas tieferer Einstellung bemerkt man, daß diese angebliche ‚Basalfibrille' aus den rechtwinklig umgebogenen, stark verdickten ‚Endfädchen' der Basallamelle besteht. Sie sind alle nach einer Richtung umgebogen, berühren sich aber untereinander nicht, so daß tatsächlich die ‚Basalfibrille' sich bei genauerem Zusehen in ebensoviele Teile auflöst, als Membranellen vorhanden sind." Bei tieferer Einstellung sollen dann diese Endfäden verschwinden und „weitere Fortsätze auftreten, die noch tiefer ins Protoplasma verlaufen". In verschiedener Höhe soll es nach NERESHEIMER zu Verzweigungen der Fortsätze kommen. Auch sollen sich diese Äste gelegentlich mit denen der Nachbarfortsätze vereinigen.

In der Schröder'schen Arbeit über *Stentor coeruleus* finde ich eine Anmerkung, nach der Schuberg bei einer erneuten Untersuchung seiner Präparate zu einer wesentlich anderen Auffassung seiner früheren Untersuchungsergebnisse kam. Er konnte feststellen, daß seine „Endfädchen" und die unteren Abschnitte der Basallamellen untereinander durch eine Art Membran verbunden sind.

Eine Publikation dieser Verhältnisse durch den Autor selbst scheint meines Wissens nicht vorzuliegen.

So konnte sich Schröder, von Schuberg auf diesen Befund aufmerksam gemacht, von seiner Richtigkeit überzeugen. Er bestätigte durch seine Untersuchungen die membranartige Verbindung der Endfädchen und der unteren Enden der Basallamellen und nannte diese Verbindungsmembran „Basalband".

Zum Vergleich mit meinen Befunden möchte ich hier einige Angaben Schröder's über die Basallamelle wörtlich zitieren: „Nach unten läuft sie in das Endfädchen aus, welches nach dem Zentrum des Peristomfeldes umbiegt. Der innere, dem Peristomfeld zugewandte Rand der Basallamelle erscheint verdickt und daher von dunklerer Färbung als die übrige Basallamelle." Auch zu der irrtümlichen Annahme einer „Basalfibrille" durch Schuberg nimmt Schröder Stellung, wenn er sagt: „Häufig erschien der untere Rand des Basalbandes etwas verdickt, so daß es nicht unmöglich ist, daß dieser verdickte Rand ursprünglich von Schuberg für die Basalfibrille gehalten wurde." Zusammenfassend schließt er dann seine Arbeit so: „Die genaueren Untersuchungen haben nunmehr gezeigt daß die Verbindung der Basallamellen untereinander eine viel innigere ist, als bisher angenommen wurde. Statt einer Basalfibrille haben wir es mit einem breiten Basalband zu tun."

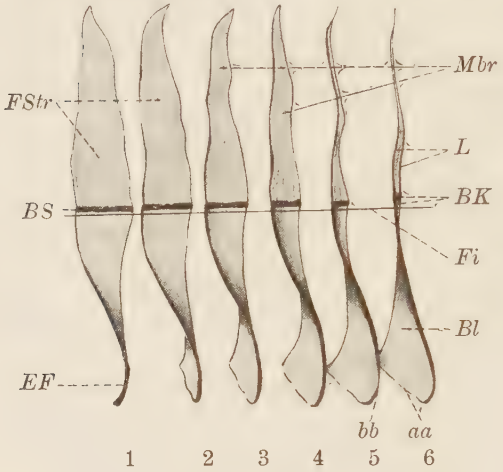
Wir sehen, daß Schuberg seine ursprünglich irrtümliche Auffassung von dem morphologischen Aufbau des Basalapparates der Membranellen zugibt.

Lehnt Neresheimer die Schuberg'sche „Basalfibrille" ab, so stellt auch Schröder, wie wir sahen, ihre Existenz in Frage.

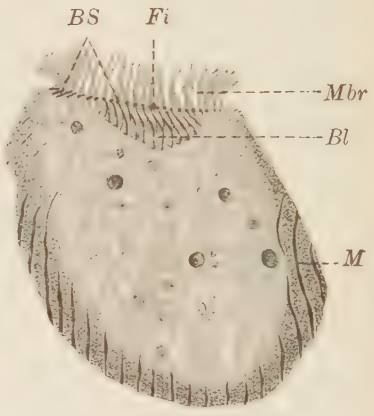
Ich sollte meinen, daß dieses Schuberg'sche Geständnis und die soeben formulierte Schröder'sche Auffassung von dem morphologischen Aufbau des intracytoplasmatischen Basalapparates der *Stentor*-Membranellen zu einer größeren Reserve in bezug auf die ursprünglichen Schuberg'schen Abbildungen Veranlassung geben müßte.

Und doch sind es auffallenderweise immer nur die von Schuberg selbst als falsch und verbesserungsbedürftig bezeichneten Details,

die selbst in den modernen Lehrbüchern Berücksichtigung finden. Die SCHRÖDER'schen Modifikationen scheinen mir außer in der eigenen Arbeit des Autors nirgends erwähnt oder abgebildet, geschweige denn einer kritischen Beurteilung gewürdigt zu sein.



Textfig. X.



Textfig. Y.

Textfig. X.

Schematische Wiedergabe von sechs isolierten Membranellen mit Basalapparat und Verbindungsfibrille. Als Vorlage diente das Präparat Textfig. Y.

aa Kleine untere Rechteckseite der Basallamelle. *bb* Hinterer Teil der großen Basallamellenseite. *FStr* Fibrilläre Membranellenstreifung. *BS* Basalsaum. *EF* Endfädchen. *Bl* Basallamelle. *Fi* Konduktile Peristomfeldfibrille. *BK* Basalkörperchen. *L* Zwei Lamellen verschmolzener Cilien. *Mbr* Membranelle.

Textfig. Y.

Längsschnitt durch ein relativ wenig kontrahiertes Tier. Das Bild zeigt die Peristomfeldmembranellen mit ihrer Verankerung. Eine Fibrille zieht deutlich an dem unteren Rand der Basalsäume entlang und scheint die Membranellen und ihren Basalapparat untereinander zu verbinden. LEITZ Oc. 3; Obj. $^1/_{12}$ Hom. Immers. Apert. 1,20.

BS Basalsaum. *Fi* Konduktile Peristomfeldfibrille. *Mbr* Membranelle. *Bl* Basallamelle. *M* Myonem.

Ich habe diese Verhältnisse von neuem untersucht und kam dabei zu folgenden Resultaten:

Die Membranellen und ihren fibrillären Aufbau habe ich schon oben erwähnt. Die intracytoplasmatische Fortsetzung sollen die Abbildungen Textfig. X, Y wiedergeben. Das Schnittpräparat Textfig. Y zeigt einen Teil der adoralen Membranellenzone und Textfig. W stellt eine schematische Wiedergabe von sechs einzelnen Membra-

nellen mit ihrer Verankerung dar. In Textfig. Y sind die Membranellen von der Kante getroffen und lassen so deutlich ihren bilamellösen Aufbau erkennen (Textfig. Y, X6). Die schon oben erwähnte fibrilläre Streifung der Membranelle zeigt das Schema Textfig. X. Die Schnittrichtung bringt es mit sich, daß die Mehrzal dieser Gebilde mit ihrer innerplasmatischen Fortsetzung in dem Präparat Textfig. Y so getroffen ist, wie ich das im Schema Textfig. X6 wiedergegeben habe.

In Gestalt einer dünnen, homogenen und strukturlosen Lamelle setzt sich die Membranelle in das Körperinnere des Tieres fort. Bei der morphologischen Untersuchung der Basallamelle kamen mir Bilder zu Gesicht. die sich durchaus mit den ursprünglichen Schuberg-schen Angaben derartig deckten, daß ich anfangs auch an die dreieckige Gestalt der Basallamelle und ihr „Endfädchen“ *EF* (Textfig. X_1) glaubte. Ich habe in dem Schema Textfig. X sechs isolierte Elemente der Membranellenzone wiedergegeben und ihren Abstand voneinander bewußt vergrößert. Ein Vergleich der Basallamellen der Membranelle 1 und 6 (Textfig. X) läßt, glaube ich, unschwer die rechteckige Gestalt der homogenen innerplasmatischen Lamelle erkennen. Das Schuberg'sche Endfädchen zeigt die Membranelle 1 (*EF*). Es geht aber aus der Betrachtung des Schemas unschwer hervor, daß dieses „Endfädchen“ nur eine Kante der um ihre Längsachse gedrehten intracytoplasmatischen Lamelle darstellt. Ein Blick auf die Textfig. Y zeigt die dachziegelartige Übereinanderlagerung der Basallamellen. Im Schema Textfig. X habe ich ihre Abstände, wie oben angedeutet, bewußt vergrößert, so daß diese dachziegelartige Anordnung hier nur angedeutet sein kann. Man könnte auch bei der Betrachtung dieses Bildes geneigt sein, eine membranartige Verbindung der einzelnen Endfädchen anzunehmen, wie es Schuberg später vermutete und Schröder bestätigte. Auch ich war auf Grund meiner Präparate anfänglich der Ansicht, die Schröder'schen Befunde bestätigen zu müssen, doch konnte ich mich bald überzeugen, daß eine Verbindung der Basallamellen untereinander nicht besteht, sondern nur durch ihre dachziegelartige Übereinanderlagerung vorgetäuscht wird.

Die Schuberg'sche „Basalfibrille“ ist nicht vorhanden. Ich muß mich darin den Ansichten von Neresheimer und Schröder unbedingt anschließen. Auch sie, glaube ich, ist nur eine optische Täuschung. Die vermeintliche „wellenförmige Schlängelung“ dieser „Basalfibrille“ kommt, wie ich glaube, dadurch zustande, daß infolge der Überlagerung der einzelnen Basallamellen ein Teil der kleinen unteren Rechteckseite aa (Textfig. X6) eine kontinuierliche Fort-

setzung in den unteren Teil der großen Basallamellenseite *bb* (Textfig. X 5) zu erfahren scheint. Dadurch ist ein Wellenberg entstanden, der von einem Wellental abgelöst wird usf. Stellt man sich die Abstände der schematisch wiedergegebenen Basallamellen 1—6 in Textfig. X noch reduzierter vor, so, glaube ich, muß der Eindruck einer Schlängelung noch stärker werden.

Dieses Bild ist meines Erachtens in der Tat geeignet, die alte irrtümliche SCHUBERG'sche Auffassung verständlich zu machen.

Eine Verbindung der Basallamellen untereinander besteht also nicht. Die „Basalfibrille" ist kein besonderes Differenzierungsprodukt, sondern ein optisches Trugbild; sie ist in Wirklichkeit nicht vorhanden. Wie schon NERESHEIMER betonte, löst sie sich bei genauerer Untersuchung in ebensoviele Teile auf, als Basallamellen vorhanden sind.

Bei der Untersuchung meiner Peristomfeldschnitte konnte ich mit Sicherheit eine feine ungeschlängelte in fast allen Schnitten wiederkehrende Fibrille *Fi* (Textfig. X, Y) erkennen, die am Innenrande der Basalsäume verläuft und sich längs der ganzen adoralen Zone verfolgen läßt.

Einen ganz ähnlichen Verlauf hat die SCHUBERG'sche Basalfibrille bf (Fig. 2, 3). Auffallend ist nur, daß die nach SCHUBERG wellenförmige Fibrille (vgl. p. 56) hier einen gestreckten ungeschlängelten Verlauf aufweist. Wenn aber diese „Basalfibrille", wie ich oben auseinandersetzte, gar nicht existiert, was bedeutet dann die feine Faser bf in den SCHUBERG'schen Abbildungen?

Ich möchte es nicht für unmöglich halten, daß SCHUBERG vielleicht schon meine Fibrille *Fi* (Textfig. X, Y) sah, sich aber in ihrer Deutung irrte. Und vielleicht hat A. MEYER, der auch in seiner „Analyse der Zelle" noch die alte SCHUBERG'sche Auffassung übernahm, bei seinen Untersuchungen nicht die gar nicht vorhandene „Basalfibrille", sondern die genannte Fibrille *Fi* (Textfig. X, Y) durchschnitten.

b) Ihre physiologische Bedeutung.

Es erhebt sich nun die Frage nach der physiologischen Bedeutung der eben besprochenen Strukturen.

Die Funktion der Membranellen ist klar. Beim festgehefteten Tier erzeugen sie den Nahrungsstrudel und sind so für die Ernährung des Tieres verantwortlich. Beim frei schwimmenden Tier treten sie in den Dienst der Lokomotion.

Über die physiologische Bedeutung der intracellulären Membranellenfortsetzung, des Basalapparates, sind die Ansichten geteilt.

Simroth und Brauer schreiben den Basalsäumen Kontraktilität zu, während Schuberg in dem Basalapparat nur eine Membranellenbefestigung sieht. Auch Maier deutet den Basalsaum mit der Basallamelle als Verankerungsapparat, hält aber die Endfädchen und Basalfibrille für kontraktile Elemente.

Während Neresheimer die Frage einer etwaigen nervösen Funktion dieser innerplasmatischen Struktur offen läßt, tritt Johnson für sie ein, wenn er meint: "The connecting filament of *Stentor*, as far as position goes, is admirably adapted to coordinate the action of the membranellae, whose uniform vibration is essential to the production of an alimentary vortex."

Ihm schließt sich A. Meyer an, wenn er in seiner „Analyse der Zelle" schreibt: „Endfäden und Basalfibrille sind wie Nervenfibrillen höherer Tiere zur schnellen Reizleitung bestimmt." Auch glaubt er diese Behauptung experimentell belegen zu können, wenn er fortfährt: „Man kann dieses daran erkennen, daß die Geißelbewegung, welche wie eine Welle über das ganze Geißelband dahinläuft, sich nicht mehr regelmäßig fortsetzt, wenn man die Basalfibrille an einer Stelle zerschneidet."

Ich habe oben zu diesen Ausführungen bereits Stellung genommen.

Mir scheinen die morphologischen Punkte überzeugend dafür zu sprechen, daß der ganze Basalapparat der *Stentor*-Membranellen eine rein mechanische Funktion besitzt. In dieser Auffassung bin ich ganz der Meinung Schröder's. Ich sehe in ihm nur den natürlichen Ausdruck einer starken funktionellen Beanspruchung der Membranellen. Der Widerstand des Wassers und die Geschwindigkeit der Membranellenbewegung läßt die Kraft und Energie ahnen, die den Membranellenschlägen innewohnen muß. Eine feste Verankerung dieser Ruder erscheint mir daher nicht nur vorteilhaft, sondern sogar unerläßlich. Die breiten und relativ tief ins Cytoplasma hineinragenden Basallamellen scheinen mir dafür die genügende Gewähr zu bieten. Und noch eins. In der Torsion der Basallamellen möchte ich eine sehr sinnreiche biotechnische Vervollkommnung der intracytoplasmatischen Membranellenverankerung erblicken, stellen doch diese torquierten Basallamellen einer Extraktion des ganzen Apparates fraglos mehr Widerstand entgegen als eine senkrecht in den Infusorienkörper ragende ebene Platte.

Hier drängt sich, sollte ich meinen, die Frage nach der Existenz

eines energetischen und regulierenden Zentrums für die Membranellenbewegung stark in den Vordergrund. Ob ein solches besteht und wo es zu suchen ist, ist allerdings nicht mit Sicherheit zu sagen. Vielleicht sind es die den Basalsaum zusammensetzenden Basalkörperchen der Einzelcilien.

Wenn nach meiner Überzeugung nichts dafür spricht, den Basalapparat als nervöses Organ aufzufassen, wie das einige Autoren wollen, so möchte ich aus Gründen, die später erörtert werden sollen, der feinen Fibrille *Fi* (Textfig. X, Y) reizleitende und damit funktionell koordinierende Funktion zuschreiben. Die oben erwähnten Einschnittsversuche von A. MEYER machen das, wie ich glaube, zum mindesten sehr wahrscheinlich.

2. Gestalt und Aufbau von Peristomfeld, Cytostom und Cytopharynx.

Die ganze vordere Endfläche des *Stentor* wird vom Peristomfeld eingenommen. Sein Randsaum bildet eine Zone, die etwa die Gestalt einer Ohrmuschel aufweist und die oben beschriebenen Membranellen trägt. Ihre Basalsäume sind zunächst gleich breit, um sich erst in der Nähe des Cytostoms allmählich bis auf die Größe des Basalkörperchens zu verschmälern.

Der Basalsaum mit seiner Membranelle löst sich in seine Bestandteile auf, um als isolierte Cilien in das Innere des Tieres zu gelangen.

In sanfter Einsenkung steigt das Peristomfeld in rechts gewundener Spirale wendeltreppenartig in die Tiefe bis zu einer taschenartigen Einbuchtung, in deren Grund das Cytostom mit seinem Übergang in den Cytopharynx und Oesophagus liegt. Diese von STEIN als „Peristomtasche" bezeichnete Peristomfeldvertiefung wird von dem sog. „Hypostom" (STEIN) nach außen begrenzt, einem dünnen erhöhten Saum der Körperwand, den JOHNSON "velum" nennt.

Diese Bauverhältnisse wurden schon recht genau von STEIN geschildert.

BÜTSCHLI steht mit ihm in Widerspruch, wenn er darauf hinweist, daß bei den schlundführenden Infusorien die primitive Mundöffnung an das innere Schlundende rückt.

Nach Ansicht SCHUBERG's trägt der von STEIN mit Schlund bezeichnete Abschnitt diese Bezeichnung zu unrecht, „weil das bisher so genannte 'Peristomfeld', das ich (SCHUBERG) übrigens als 'Stirnfeld' bezeichnen werde, so unmittelbar in ersteren übergeht, daß eine

Trennung nicht möglich ist". Die Bezeichnung „Mund" kommt nach Schuberg der Übergangsstelle des Cytopharynx in das Cytoplasma zu. An dieser Stelle besitzt nach seiner Ansicht das Protoplasma eine bemerkenswerte Eigenschaft; es stellt in strangförmiger Anordnung die Fortsetzung der Mundöffnung dar. Über die funktionelle Bedeutung dieser Protoplasmadifferenzierung, des sog. „Schlundstranges", äußert sich der Autor so: „Wenn Nahrung, resp. Wasser mit fein verteilten Partikelchen durch den Mund eingestrudelt wird, so ist im Schlundstrang überdies ein kanalartiger Raum zu erkennen, während er im anderen Falle scheinbar kompakt ist. Die aufgenommene Nahrung gleitet unter allmählicher beginnender und wieder verschwindender spindelförmiger Erweiterung des Schlundstranges bis an dessen Ende, um erst hier eine typische Nahrungsvakuole zu bilden."

Leider ist die Schuberg'sche bildliche Wiedergabe dieser Verhältnisse (Fig. 4) so sehr Teilzeichnung, daß man aus ihr wenig entnehmen kann. Sein „Schlundstrang" scheint wiedergegeben zu sein, ist aber als solcher in der Figur nicht bezeichnet.

Mir ist ein solches Gebilde nie zu Gesicht gekommen, auch wird es von neueren Autoren nicht erwähnt.

Im Gegensatz zu Stein ist auch nach Ansicht Johnson's nicht der Cytopharynxbeginn der Mund des Tieres, sondern ". . . the whole funnel is an in-turned portion of the frontal field, and that the real mouth lies at its innermost extremity".

Wie ich schon erwähnte, umsäumt die Membranellenzone das Peristomfeld in der Weise, daß man bei Betrachtung des ausgestreckten Tieres von der Ventralseite einen linken Bogen, dessen nach außen konvexe Fortsetzung dorsalwärts und einen rechten Bogen mit seiner cytostomalen Fortsetzung erkennen kann.

Die Peristomfeldmyoneme nehmen ihren Ausgangspunkt von dem inneren Rand der linken Membranellenzone, ohne mit ihr in Kontakt zu stehen. Isoliert, ohne Verbindung mit den Basalsäumen beginnen sie in derselben Weise, wie ich die analogen Verhältnisse für die Körperwandmyoneme (vgl. S. 11) beschrieb. Die Peristomfeldmyoneme sind schlanker und dünner als die beschriebenen Körpermyoneme. Feinere Strukturen (Querstreifung, axiale Markschicht, periphere Plasmahülle usw.) konnte ich — vielleicht wegen der Kleinheit der Gebilde — nicht feststellen. Es ist möglich, daß das derselbe Grund ist, weshalb es mir abgesehen von der feinen Fibrille *Fi* (Textfig. X, Y) ebensowenig wie Neresheimer gelang, Neuroide im Peristomfeld aufzufinden.

Vom inneren Rande der linken Membranellenzone (Taf. 3 Fig. 19, 20) verlaufen die Peristommyoneme in Richtung des Uhrzeigers isoliert ohne zu anastomosieren parallel dem Basalsaumband. In der Nähe des Cytostoms sollen sie sich nach STEIN verschmälern, verschwindend klein werden und zum Teil miteinander verschmelzen.

Der Streifenverlauf nach SCHUBERG weicht von den STEIN'schen Angaben ab. Eine große Anzahl von Streifen stoßen unter sehr spitzen Winkeln auf den „Randstreif", der nach SCHUBERG einen pigmentfreien Streifen an der Innenseite der Membranellenzone darstellt und „etwas breiter als die gewöhnlichen Zwischenstreifen zu sein und unter dem eine Fibrille zu fehlen scheint".

Nach Ansicht dieses Autors endigt also eine Anzahl von Peristomfeldmyonemen, ohne das Cytostom oder den Cytopharynx erreicht zu haben. Über das Schicksal der übrigen Myoneme sagt er: „. . . diejenigen aber, welche die Mundöffnung erreichen, vereinigen sich ebensowenig, sondern endigen derart, daß sie, nahezu untereinander parallel auf den Mundrand stoßen".

Eine mehr in die Tiefe gehende Kenntnis des morphologischen Aufbaues des Peristomfeldes und seiner entoplasmatischen Fortsetzung scheint mir nach Durchsicht der neueren Literatur nicht vorzuliegen.

Auf die möglichen Gründe dieser Tatsache habe ich zu Beginn dieses Kapitels hingewiesen. In diesem Mangel aber liegt vielleicht die Unzulänglichkeit unseres Erkenntnisvermögens bei der Beobachtung des lebenden Tieres. Wie wenig die physiologischen Befunde allein, so bedeutungsvoll sie auch sein mögen, zum Verständnis der Ernährungsbiologie des *Stentor* ausreichen, kommt bei der Beobachtung des lebenden Tieres recht peinlich zum Bewußtsein. Die späteren Ausführungen sollen diese Behauptungen stützen.

Erst die morphologischen Tatsachen im Verein mit den physiologischen Befunden können das Fundament bilden zum Verständnis und zu einer wohlbegründeten Beurteilung dieser vitalen Vorgänge.

Von dieser Betrachtungsweise ausgehend, versuchte ich, die Morphologie der Peristom- und Mundverhältnisse von *Stentor coeruleus* zu klären. Die Schwierigkeiten, die dabei zu überwinden waren, habe ich nicht verschwiegen.

Wieweit mir die Lösung dieser Aufgabe gelungen ist, soll das Folgende zeigen: Die intracytoplasmatische Fortsetzung des erwähnten Peristomfeldes stellt ein Gebilde dar, wie ich es in den Schemata Textfig. W, Z wiedergegeben habe. Auf welche Weise dieses Resultat erreicht wurde, habe ich oben gesagt.

In Textfig. W ist auf Grund einer großen Anzahl mikroskopischer Serienschnitte der entoplasmatische Myonemverlauf wiedergegeben. Um die Zahl der Abbildungen nicht unnötigerweise zu vergrößern, habe ich, wie bereits angedeutet, von den Schnittbildern nur drei bildlich wiedergegeben.

Die Linien und Pfeile von Textfig. W sollen die ungefähre Schnittlage von Fig. 9, 10, 11 Taf. 1 erklären. So gibt Linie I mit dem dazu gehörigen Pfeil I_1 die Stelle wieder, die im mikroskopischen Schnitt der Fig. 9 Taf. 1 entspricht. Die Lage von Fig. 10 Taf. 1 ist durch Linie II und Pfeil II_1 erläutert, während Linie III und Pfeil III_1 zu Fig. 11 Taf. 1 gehört.

Cytostom *CS*, Cytopharynx und gleichzeitig der Ösophagusbeginn sind in Fig. 9 Taf. 1 angeschnitten. Die Cytostomcilien *CSC* sind deutlich zu erkennen. Der Kern ist mit *Ke* bezeichnet.

Der Schnitt in Fig. 10 Taf. 1 liegt etwas tiefer. In seiner ganzen Zirkumferenz liegt der Cytopharynx *CP* mit seiner ösophagealen Fortsetzung vor. Die Cilien des Schlundkopfes *CPC* sind hier besonders gut zu erkennen. Die eben noch angeschnittenen Peristomfeldmyoneme habe ich mit *PM* bezeichnet.

Fig. 11 Taf. 1 ist von den drei Schnitten der tiefste und zeigt einen mehr im Innern des Tieres gelegenen Ösophagusquerschnitt. Außer den Schlundcilien *OC* sind wie in den Schnitten Fig. 9, 10 Taf. 1 auch hier die Myoneme (*M*) sichtbar. Die Membranellen sind hier angeschnitten und mit *Mbr* bezeichnet.

Bei flüchtiger mikroskopischer Betrachtung von Fig. 9, 10, 11 Taf. 1 hat man den Eindruck, ein netz- oder maschenartiges Gebilde vor sich zu sehen. Bei genauer Untersuchung aber läßt sich unschwer feststellen, daß es sich um eine Übereinanderlagerung und nicht um eine netzartige Verbindung oder Verknüpfung der Myoneme handelt.

Von den zahlreichen Peristomfeldmyonemen habe ich in dem Schema Textfig. W der Einfachheit halber nur fünf gezeichnet. Wie die Figur zeigt, verlaufen alle Myoneme (*M*) kontinuierlich ohne sich mit anderen zu vergesellschaften bis zum Ende des Ösophagus. So finden sich die Peristomfeldmyoneme 1, 2, 3, 4, 5 (Textfig. W) als solche in derselben Anzahl an der Ösophagusmündung *OM* wieder. Auch die Abbildungen Fig. 23, 24 Taf. 3 zeigen die kontinuierliche Fortsetzung der Peristomfeldmyoneme in das Innere des Tieres. Ihr Verlauf in diesen Figuren ist in relativ langer Ausdehnung sichtbar. Daraus geht hervor, daß die Zahl der Myonemwindungen im Cytopharynx und Ösophagus eine recht beträchtliche sein muß,

selbst wenn man die Tatsache nicht außer acht läßt, es hier mit einem kontrahierten Tier zu tun zu haben. Eine Myonemspirale mit wenig Windungen kann im Schnitt nur ganz vereinzelt Myoneme aufweisen, von denen außerdem nur kurze Teilstücke in das Gesichtsfeld fallen können.

Das Schema Textfig. Z stellt eine plastische Wiedergabe dieser Verhältnisse dar. Lebendbeobachtungen, auf die ich später eingehen werde, scheinen mir eine Einteilung dieses Gebildes in drei Abschnitte, in Cytostom oder Mund *CS*, Cytopharynx oder Schlundkopf *CP* und Ösophagus oder Schlund *O* zu rechtfertigen.

Die Wegnahme der vorderen Cytopharynxwandung (Textfig. Z) gestattet einen Einblick in den Schlundkopf und dessen ösophageale Fortsetzung. Dabei kommt eine feine Protoplasmaleiste *PL* (Textfigur Z) zu Gesicht, die die anatomische Grenze von Cytopharynx (*CP*) und Ösophagus (*O*), dem Zuleitungsrohr zum inneren Cytoplasma des Tieres, darstellt. In den Serienschnitten trat dieser Protoplasmavorsprung regelmäßig und deutlich in die Erscheinung.

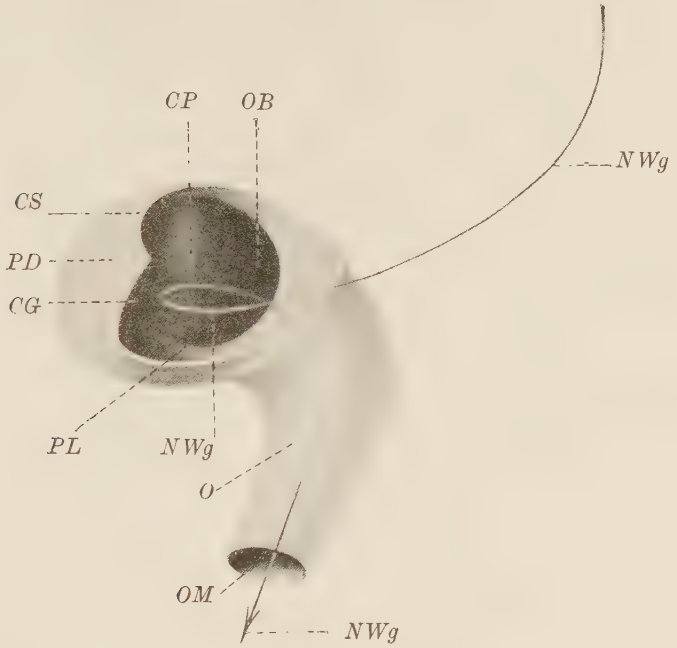
Waren es vorwiegend anatomische Gründe, eine Einteilung in Cytopharynx und Ösophagus vorzunehmen, so veranlaßte mich ein physiologischer Gesichtspunkt, den Mund *CS* (Textfig. Z) des *Stentor* an den Anfang der entoplasmatischen Peristomfeldfortsetzung im Gegensatz zu BÜTSCHLI und SCHUBERG und in Einklang mit STEIN zu verlegen. Ich werde darauf später zu sprechen kommen.

Während der Übergang des Peristomfeldes in den Schlundkopf in der Verlaufsrichtung der Myoneme (Textfig. Z) allmählich vor sich geht, findet sich auf der gegenüberliegenden Seite eine starke Ausbuchtung, das Cytopharynxgewölbe *CG*, das von einem dünnen Protoplasmadach *PD* nach dem Peristomfeld hin abgeschlossen ist. An dieser Stelle findet der Nahrungswasserstrudel zum erstenmal einen ernstlichen Widerstand, so daß vielleicht sein Aufprall in diesem Gewölbe einen formativen Ausdruck findet.

Cytostom, Cytopharynx und Ösophagus in ihrer Gesamtheit geben ihrem Verlauf nach ungefähr die Gestalt einer Korkzieherwindung wieder. Der Mund *CS* (Textfig. Z) und das Ende des Schlundes *OM* (Textfig. Z) liegen etwa in derselben Frontalebene, während der Ösophagusbeginn in dorsal-konvexer Richtung verläuft. Die Linie *NWg* (Textfig. Z) stellt den Nahrungsweg dar, wie ihn auch Textfig. B_1 andeutet.

Das Peristomfeld ist dicht bewimpert. Jedes Myonem wird von einer Reihe feiner Cilien begleitet, die sich beim Übergang des Peristomfeldes in seine entoplasmatische Fortsetzung zu verlieren

scheinen. Ich habe sie wenigstens im Cytostom, Cytopharynx und Ösophagus nicht wieder auffinden können. Am Mund des Tieres beginnt ein neues Ciliensystem. Ich sagte schon, daß die Membranellen in der Gegend des Cytostoms aufhören, um sich in Gestalt ihrer Bausteine, der Cilien, in das Innere des Tieres fortzusetzen. Cytostom- und Cytopharynxcilien sind morphologich gleichwertig, doch ist die funktionelle Eigenart ersterer hervorzuheben. Ich komme auf diesen



Textfig. Z.

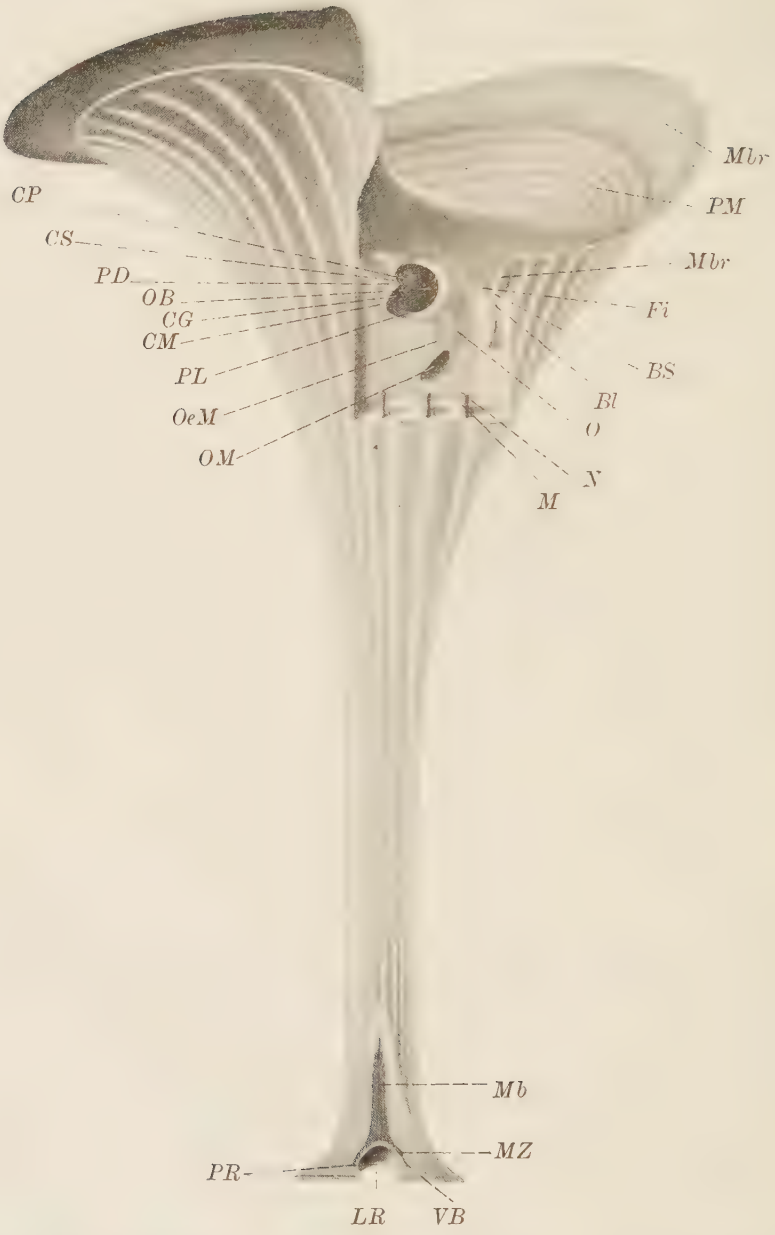
Plastische Wiedergabe des Cytostoms, Cytopharynx und Ösophagus auf Grund von Lebendbeobachtungen und Serienschnitten. Die vordere Schlundkopfwandung ist entfernt, um in sein Inneres hineinsehen zu können. Durch einen Pfeil ist der Nahrungsweg angedeutet.

O Ösophagus. *OB* Ösophagusbeginn. *CP* Cytopharynx. *CS* Cytostomrand. *PD* Cytopharynxdach. *CG* Cytopharynxgewölbe. *PL* Protoplasmatische Grenzleiste zwischen Cytopharynx und Ösophagus. *OM* Ösophagusmündung. *NWg* Nahrungsweg.

Qualitätsunterschied von Mund- und Schlundcilien noch zu sprechen.

Fig. 18—29 Taf. 3 u. 4 stellen eine lückenlos zusammenhängende Schnittserie des Nahrungsweges bei *Stentor coeruleus* dar und sollen seine Cilienverhältnisse illustrieren.

Während die Abbildungen Taf. 3 Fig. 19, 20 die Cytostomcilien *CSC* wiedergeben, erkennt man in Taf. 3 Fig. 21 schon ihren



Textfig. A_1.

Schematische Rekonstruktion eines ausgestreckten *Stentor*. Zur Darstellung der Bauverhältnisse von Cytostom, Cytopharynx und Ösophagus wurde ein Stück aus der oberen Körperwandung herausgeschnitten. Entfernt wurden dadurch die vordere

allmählichen Übergang in die Cytopharynxcilien (*CPC*). Etwas tiefer liegen die Schnitte Taf. 3 Fig. 22, 23, 24. Während sie die oberen Ösophaguscilien *OC* zeigen, sind die Cilien *TOC* des tieferen Schlundabschnittes durch Taf. 3 u. 4 Fig. 25, 26, 27 wiedergegeben. Die tiefste Stelle des Ösophagus findet sich in Taf. 4 Fig. 28, die außer den Myonemen (*M*) und den Cilien (*KC*) der Körperwandung den angeschnittenen Kern *Ke* erkennen läßt. Taf. 4 Fig. 29 stellt den Übergang *UG* des Schlundes in das Cytoplasma dar. Auch in diesem Schnitt sind Kern *Ke*, Cilien *KC* und Myoneme *M* der Körperwandung sichtbar.

Aus der Betrachtung der Cilienanordnung in den erwähnten Abbildungen ergibt sich eine zahlenmäßige Verringerung der Cilien mit der zunehmenden Tiefe ihrer Lage. Die Abstände der einzelnen Cilien voneinander werden größer, d. h. ihre Anzahl wird geringer, je mehr sie sich der Ösophagusmündung *OM* nähern. Zuerst macht sich diese Erscheinung nur angedeutet bemerkbar in Taf. 3 Fig. 25, wird dann deutlicher in Taf. 4 Fig. 26, 27, um in Taf. 4 Fig. 28 klar in die Erscheinung zu treten.

Der Schnitt Taf. 4 Fig. 29 ist cilienfrei. Hier ist die Übergangsstelle von Schlund in Cytoplasma erreicht.

Zusammenfassend lassen sich so im Verlauf des Nahrungsweges drei Ciliensysteme unterscheiden, die Membranellen, die Peristomfeldcilien und die Cytostom-, Cytopharynx- und Ösophaguscilien, von denen die Mundcilien, wie ich oben erwähnte, funktionelle Varianten derselben Gebilde sind und dadurch eine Sonderstellung einnehmen.

3. Ihre Funktion mit besonderer Berücksichtigung des Nahrungsauswahlvermögens.

Vor Beginn und nach Abschluß meiner anatomisch-histologischen Untersuchungen des bisher ungeklärten morphologischen Aufbaues des Nahrungsweges bei *Stentor coeruleus* an Schnittserien stellte ich Lebendbeobachtungen an.

Schlundkopfwandung und ein Teil des unteren Ösophagusendes. Drei Myonemstümpfe mit ihren zugehörigen Neuroiden blieben stehen.

Der Schnitt durch den Fuß des Tieres liegt schräg und halbiert den Saugnapf. Myonemzelt und Myonembündel sind angeschnitten. *BS* Basalsaum. *Bl* Basallamelle. *CG* Cytopharynxgewölbe. *CM* Cytopharynxmyoneme. *CP* Cytopharynx. *CS* Cytostomrand. *Fi* Konduktile Peristomfeldfibrille. *LR* Luftleerer Raum unter dem Myonemzelt. *M* Myoneme der Körperwandung. *Mb* Myonembündel. *Mbr* Membranelle. *MZ* Myonemzelt. *N* Neuroid. *O* Ösophagus. *OB* Ösophagusbeginn. *OeM* Ösophagusmyoneme. *OM* Ösophagusmündung. *PD* Cytopharynxdach. *PL* Protoplasmatische Grenzleiste zwischen Cytopharynx und Ösophagus. *PM* Peristomfeldmyoneme. *PR* Protoplasmaring. *VB* Verbreiterung des *Stentor*-Fußes.

Zusammen mit einigen Pflanzenteilchen wurden die Tiere in dem Wasser, aus dem sie stammten, in Uhrschälchen gebracht und dann mit schwachen Systemen beobachtet. Es kam mir dabei zunächst nur darauf an, ganz allgemein den Weg der aufgenommenen Nahrungspartikelchen genauer festzustellen. Dabei konnte ich Beobachtungen machen, die sich, wie es sich bei späteren Literaturstudien herausstellte, mit einigen Abweichungen zum großen Teil decken mit Untersuchungen SCHAEFFER's über "Selection of food in *Stentor coeruleus* (EHRBG.)".

Es ist bekannt, daß die Membranellen eine Einrichtung zur Ernährung des Tieres darstellen und so die Aufgabe haben, beim ausgestreckten und festgehefteten *Stentor* einen kontinuierlichen Wasserstrom gegen das Peristomfeld zu dirigieren. Mit den in ihm suspendierten Partikelchen trifft dieser Nahrungsstrom das Peristomfeld an der Aufprallstelle *ASt* (Textfig. B_1, C_1), dem STEIN'schen „Peristomeck", die in der Umgebung des Membranellenbeginns zu suchen ist.

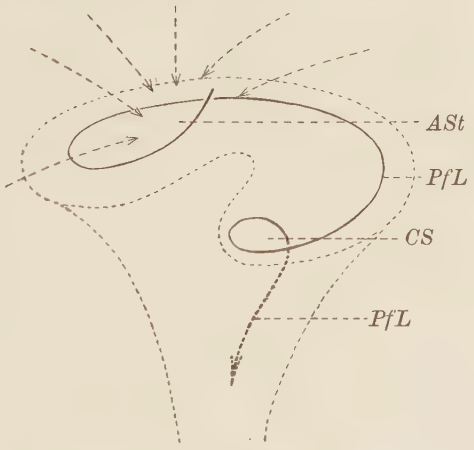
Der Wasserstrom wird an dieser Stelle in Richtung der Pfeillinie *PfL* abgelenkt und alle im Wasser suspendierten Teilchen werden ohne Unterschied dem Cytopharynxeingang, d. h. dem Cytostom *CS*, zugeführt. Die Gleitbewegung der Nahrungspartikelchen wird durch die Tätigkeit der Peristomcilien bewirkt, die den durch den Membranellenschlag erzeugten Wasserstrom aufnehmen und weiterleiten. In gleichmäßiger Geschwindigkeit gleiten nun die Partikelchen die spiralige Peristombahn hinab.

Erst am Cytostom wird für einen Augenblick die progrediente Bewegung eine stationäre im Sinne einer Rotation der einzelnen Partikelchen um ihre eigene Achse. Es hat den Anschein, als würde hier die Nahrung geprüft. Es ist das die Stelle, wo die Cytostomcilien beginnen. Es will mir scheinen, als fände sich an diesem Ort eine Einrichtung zur Nahrungsauslese. Ist die kurze Prüfung überstanden, so wird die Nahrung entweder für gut befunden und in den Cytopharynx hineinbefördert (Textfig. B_1), im anderen Falle dagegen ausgestoßen und weggeschleudert (Textfig. C_1).

Die Weiterbeförderung der Nahrung geschieht nun durch die Cytopharynx- und Ösophaguscilien. Der durch die Membranellentätigkeit erzeugte Wasserstrom übernimmt dabei die Rolle einer vis a tergo.

Mund, Schlundkopf und Schlund des Tieres besitzen eine beträchtliche Erweiterungsfähigkeit, die schon STEIN auffiel, der „mehrmals sehr große tiefblaue *Stentoren*, welche ein und selbst

zwei ansehnliche Exemplare des *Stentor Roeselii* verschlungen hatten, die einen beträchtlichen Theil ihres Innern ausfüllten", beobachten konnte. Die Weite des Schlundes und seines Eingangs ist also variabel und kann sich dem jeweiligen Umfang der aufzunehmenden Nahrung anpassen. Wiederholt beobachtete ich relativ voluminöse Nahrungspartikel, deren Massigkeit in keinem Verhältnis stand zur Weite des normalen Pharynxeingangs. Wider Erwarten wurde die relative Größe dieser Partikelchen von den kritischen Eingangscilien nicht beanstandet. So beobachtete ich unter anderem einen relativ großen Nahrungsbrocken, der in gleichmäßiger progredienter Bewegung bis zum Cytostom gelangt war, hier in seiner Progredienz inne hielt und sich einen Augenblick um seine Achse drehte. Erst dann erweiterte sich der Cytopharynxeingang aktiv, verschlang den Brocken, der dann schwerfällig und langsam seinen Weg durch die tieferen Teile der Nahrungsstraße fortsetzte. Die beträchtliche Erweiterungsfähigkeit des Cytostoms und seiner innerplasmatischen Fortsetzung kam dabei deutlich zum Ausdruck.



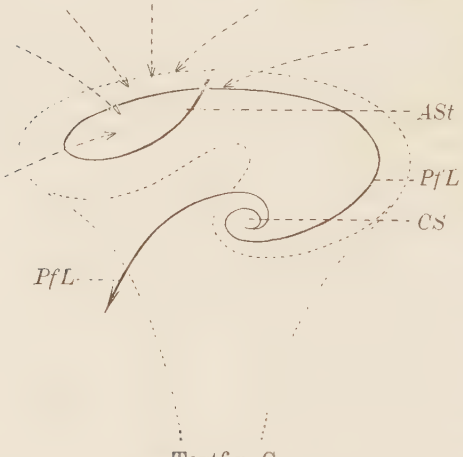
Textfig. B_1.
Schematische Wiedergabe des normalen Nahrungsweges.
ASt Nahrungsaufprallstelle. *CS* Cytostom.
PfL Pfeillinie für den Nahrungsweg.

Die Fortbewegungsgeschwindigkeit der Nahrungspartikelchen innerhalb des Cytopharynx nach dem Verschlucken ist eine ungleich geringere als die auf der Peristomscheibe. Deutlich beobachtete ich dabei eine peristaltische Welle, die über die Cytopharynxwandung hinweg lief, eine Erscheinung, die zweifellos auf ein fein abgestimmtes koordiniertes Muskelspiel der Schlundschnürer zurückgeführt werden muß. Sie, der Schlag von Cytopharynx- und Ösophaguscilien und die Wirkung des Wasserstromes im Sinne einer, wenn auch geringen vis a tergo sind die Faktoren, die die Nahrung dem Cytoplasma zuführen.

Das Schicksal der im Nahrungsstrom suspendierten Nahrungspartikelchen ist nicht das gleiche. Nicht-„schmeckende" Nahrung

wird ausgestoßen und weggeschleudert. Sie gelangt ebenfalls auf das Peristomfeld und von hier in gleichmäßigem Tempo zu der „Prüfstelle". Statt aber verschluckt zu werden, wird sie jetzt aus dem Cytostom- und Cytopharynxbereich durch den Raum, der hinter der Aufprallstelle *ASt* (Textfig. B_1, C_1) und zwischen dieser und dem Cytopharynxbeginn liegt, mit einer Geschwindigkeit in der Pfeilrichtung *PfL* weggeschleudert, die die der Gleitbewegung auf dem Peristomfeld übertrifft.

Soweit liegen die Dinge relativ einfach. Wie spielt sich aber dieser Schluck- und Auswurfvorgang ab, wenn ein Nahrungspartikelchen die „Prüfstelle" passiert hat, sich also bereits im Cytopharynx befindet, und ein anderes etwas später eintreffendes das Cytostom erreicht, nicht „schmeckt" und weggeschleudert wird? Diese Kombination konnte ich wiederholt beobachten und konnte dabei feststellen, daß mit großer Vehemenz auch hier die „nicht bekömmliche" Nahrung eliminiert wurde. Das einmal den Mund passierte Teilchen dagegen glitt ohne jegliche Störung ruhig und langsam tiefer durch den Schlundkopf hinein in den Ösophagus, um an seinem Ende eine Nahrungsvakuole zu bilden, die sich ablöst und zur Seite geschoben wird, sobald sich der Vorgang wiederholt.



Textfig. C_1.
Schematische Wiedergabe des Nahrungsauswahl-, -auswurf- und -wegschleuderungsvorganges.
ASt Nahrungsaufprallstelle. *CS* Cytostom. *PfL* Pfeillinie für den Nahrungsweg.

Die Ergebnisse dieser Beobachtungen sind kurz zusammengefaßt folgende:

Das Cytostom, d. h. der Cytopharynxeingang, hat die Fähigkeit, sich nach Bedarf zu öffnen und zu schließen.

Cytopharynx und Ösophagus besitzen neben großer Ausdehnungsmöglichkeit die Fähigkeit zu peristaltischer Bewegung.

Das Tier ist imstande, Nahrungspartikelchen, die ihm „schmecken", aufzunehmen, andere dagegen von der Aufnahme auszuschließen und wegzuschleudern.

Im Cytopharynxeingang besitzt der *Stentor coeruleus* eine Nahrungsprüfstelle.

Die Schlüsse, die diese Ergebnisse zulassen, bespreche ich weiter unten.

Untersuchungen über das Nahrungsauswahlvermögen bei Protozoen im allgemeinen und bei *Stentor* insbesondere sind bekannt. Die Ansichten darüber sind sehr geteilt.

Ehrenberg weist auf die Aufnahme größerer Mengen unverdaulicher Karminkörnchen hin.

Verworn bestätigt diese Beobachtung und spricht auf Grund eigener Untersuchungen den Infusorien ein Nahrungsauswahlvermögen ab. Bütschli und Jennings sind derselben Meinung.

Im Gegensatz zu dieser Ansicht ist der Standpunkt anderer Autoren erwähnenswert. Schon Stein und Entz weisen auf das veränderte Verhalten von Infusorien hin, sobald „fremde" Teilchen mit dem Nahrungswasserstrom in den Pharynx gelangten. Sie beobachteten dann eine Unterbrechung und Richtungsänderung des Wasserstromes in dem Sinne, daß Fremdkörper weggeschleudert wurden.

Hodge und Aikins fassen ihre Ergebnisse dahin zusammen: ". . . a prime condition of creature's (*Vorticella*) life must be its ability to distinguish food from what is not food."

Auch Metalnikow befaßte sich mit Untersuchungen über Ernährung und Nahrungsauswahlvermögen von Infusorien. Er erwähnt die Aufnahme von Karmin und chinesischer Tusche durch *Paramaecium* und konnte dabei eine allmählich zunehmende Abneigung des Tieres gegen die genannten Stoffe feststellen, die soweit ging, daß bei einem etwa achtzehntägigen Aufenthalt im Wasser, das mit Karmin oder Tinte versetzt war, nur wenige oder keines von den Tieren diese Stoffe beherbergte.

Von Wert sind ferner eingehende physiologische experimentelle Untersuchungen Schaeffer's über das Nahrungsauswahlvermögen von *Stentor coeruleus*. Leider fehlen in der Arbeit morphologische Untersuchungen. Ich hoffe, durch meine vorangegangenen anatomischen Ausführungen die Lebendbeobachtungen von Schaeffer und mir einigermaßen gestützt und ihnen damit eine morphologische Basis gegeben zu haben, die meines Wissens bisher fehlte.

Ich möchte kurz die prägnantesten Daten der Schaeffer'schen Arbeit zitieren.

Der Verfasser beschreibt in seinen Ausführungen zunächst das normale Verhalten von *Stentor coeruleus* bei der Nahrungsaufnahme.

Am Cytopharynx unterscheidet er einen Anfangsteil, den "pouch" und dessen Forsetzung ins Innere, den "funnel". Wenn auch SCHAEFFER keine anatomische Begründung dieser Einteilung vorlegt, so scheint sie mir aus physiologischen Gründen, insbesondere mit Rücksicht auf die verschiedene Funktion der Cytopharynxcilien berechtigt zu sein. Ich wies schon oben darauf hin, daß nach meiner Ansicht die spezifische Qualität der verschiedenen Cytopharynxcilien ein unentbehrliches Postulat darstellt, wenn man ihre weitgehende biologische Bedeutung bedenkt.

Eine Erklärung für das Wegschleudern ungeeigneter Nahrung und das gleichzeitige und gleichmäßige Weiterbefördern verschluckter Teilchen innerhalb des Schlundes ist nur möglich durch die Annahme einer plötzlichen Richtungsänderung des Cilienschlages im Cytostombereich.

Auch SCHAEFFER ist dieser Ansicht, wenn er sagt: "It is of course quite certain that when a particle is ingested they beat downward towards the mouth and that when a particle is rejected they beat in the opposite direction." SCHAEFFER glaubt also nicht nur den Cytostomcilien, sondern dem gesamten Cilienapparat, soweit er für die Nahrungsaufnahme Verwendung findet, die Fähigkeit einer reversiblen Schlagrichtung zuschreiben zu müssen.

Während nach meinen Beobachtungen nur der Eingang und obere Abschnitt des Cytopharynx die Fähigkeit besitzen, die Schlagrichtung ihrer Cilien umzukehren, ist das nach SCHAEFFER allen Pharynx- und Ösophaguscilien möglich.

Beide Ansichten lassen sich gut an Feststellungen am lebenden Tier in Einklang bringen, nur scheint mir eine Erklärung des auffällig verschiedenen Verhaltens der Cytostom- und Cytopharynxcilien bei gleichzeitiger Anwesenheit eines Nahrungskörpers in Cytopharynx oder Ösophagus und eines „Fremdkörpers" im Bereich des Cytostoms auf der Basis der SCHAEFFER'schen Ansicht schwieriger zu sein. Nach meiner Überzeugung kann sich in einer solchen Lage nur die Schlagrichtung der Cytostomcilien geändert haben und nicht die aller Schlundcilien. Es wäre sonst nicht einzusehen, warum bei einer plötzlichen Richtungsänderung des Cilienschlages nicht auch Partikelchen, die sich bereits jenseits der kritischen Cilien befinden, mit hinausgeschleudert werden. Wie soll das aber auf Grund der SCHAEFFER'schen Ansicht verhindert werden? Und von welchem Punkte ab sollen die Cilien plötzlich rückwärts schlagen? Wie und wodurch wird dieser Punkt bestimmt? Etwa durch den taktilen Reiz der Nahrung auf die Cilien? Wie dann aber, wenn die Teilchen

sehr klein sind? — Alles das sind Fragen, die, wie ich glaube, ihre Berechtigung sofort einbüßen bei der Annahme einer streng lokalisierten Prüf- und Nahrungsauslesestelle.

Ich bin mir dabei bewußt, daß diese Annahme vorläufig keine größere Daseinsberechtigung aufweist als die von SCHAEFFER, nur scheint sie mir das hier vorliegende Problem zu vereinfachen.

Es war mir nicht möglich, Erscheinungen, die SCHAEFFER "loops" nennt, zu beobachten, ohne aber damit ihr Vorkommen in Abrede stellen zu wollen. Der amerikanische Autor versteht unter "loops' die Erscheinung, daß ". . . the particle may travel back and forth many times in the funnel, or in the pouch, or through the extent of both, before either ingestion or rejection takes place. It may go down to the mouth and be nevertheless finally rejected or it may go only half way down before its direction is reversed."

SCHAEFFER erwähnt noch eine andere Abwehrmaßnahme des *Stentor coeruleus* gegen Fremdkörper, die auf das Peristomfeld gelangen. In diesem Falle leiten die Peristomfeldcilien die Nahrungspartikelchen nicht bis zum Cytostom und Cytopharynx, sondern rollen sie in "push ball fashion" im Kreise herum, dessen Peripherie das ganze Peristomfeld mit Ausnahme des Cytostoms umspannt. So werden die einzelnen Nahrungsteilchen zu großen lockeren Klumpen zusammengeballt. Durch eine "special reaction or by accident — I didn't determine which —" werden die Häufchen auf der dem Cytopharynx entgegengesetzten Seite über den Peristomrand hinausgeworfen.

Eine derartige Erscheinung habe ich nie in dieser prägnanten Form beobachten können. Zwar kamen gelegentlich Abweichungen von der normalen Richtung der Nahrungsstraße vor, doch folgten ihr schließlich alle Futterstoffe, die auf das Peristomfeld geschleudert wurden, um dem Cytostom zur Auslese zugeführt zu werden.

Die Anordnung der Cilien und die Gestalt des Peristomfeldes scheinen mir den von SCHAEFFER beobachteten Vorgang im Sinne eines unentbehrlichen biologischen Bedürfnisses sehr wenig wahrscheinlich zu machen. Ich erkenne auch nicht den biologischen Wert und die Notwendigkeit dieses Wechsels in der Topik der Nahrungsauswahl, ganz abgesehen davon, daß auf diese Weise Futterstoffe und unverdauliche Fremdkörper zusammengeballt werden und dadurch gerade das, was erreicht werden soll, die Nahrungsauswahl, unmöglich gemacht wird.

Nach diesen Überlegungen scheint mir der SCHAEFFER'sche Vorgang nicht nur nicht nötig zu sein, sondern muß sogar als störend

empfunden werden. Wie häufig diese Erscheinung auftritt, regelmäßig oder unregelmäßig und wieviel Zeit jeder einzelne Vorgang beansprucht, läßt der Autor undiskutiert.

Die funktionelle Sonderstellung der Cytostomcilien habe ich oben zur Genüge betont. Dieses besondere Qualitätszeichen spiegelt sich in einer weiteren Feststellung wieder.

Ich beobachtete nämlich *Stentoren*, deren Peristommembranellen stillstanden und konnte dabei konstatieren, daß die Cytostom-, Cytopharynx- und Ösophaguscilien dadurch in ihrer gewohnten Tätigkeit in keiner Weise beeinflußt wurden: eine höchst auffällige Tatsache, die die Funktionsverschiedenheit dieser Ciliensysteme betont. Die Analyse des verschiedenen funktionellen Verhaltens der drei Ciliensysteme des Nahrungsweges stößt vorerst noch auf Schwierigkeiten, was bei der geringen Kenntnis der morphologischen Verhältnisse dieser Region kaum wundernehmen kann.

Ich erwähnte oben (S. 60) eine feine Fibrille *Fi* (Textfig. X, Y), die die Basalsäume der Membranellen untereinander in Verbindung zu setzen scheint. Ihr möchte ich konduktile oder wenigstens koordinierende Funktion in dem wechselvollen Bilde der Membranellen- und Cilienbewegung, wie ich dies schon andeutete, zuerteilen. Gewiß ist das nur eine geringe und nicht ausreichende anatomische Basis für die erstaunlich wechselvollen und sinngemäß geregelten äußeren Erscheinungen innerplasmatischer Vorgänge, aber dennoch keine geringwertige, wie ich glaube.

SCHAEFFER hat sich eingehender mit der Frage des Nahrungsauswahlvermögens bei *Stentor coeruleus* befaßt, wenn er dieses Problem auch nur von der physiologisch-experimentellen Seite in Angriff nahm. An zahlreichen Versuchen prüfte er die Leistungsfähigkeit der genannten Ciliensysteme in bezug auf die Futterauslese und kam dabei zu interessanten Ergebnissen. Es gelang ihm bei *Stentor coeruleus* nicht nur die Fähigkeit festzustellen, Fremdkörper von Nahrungspartikeln zu unterscheiden, sondern er bewies, daß das Tier mit verblüffender Genauigkeit in der Lage ist, innerhalb der aufnahme- und verdauungsfähigen Nahrung eine feinere Auswahl zu treffen, eine Erscheinung, die wiederum abhängig ist von dem jeweiligen Sättigungsgrad des Tieres.

So kam SCHAEFFER zu der Überzeugung, "... that discrimination becomes more perfect as hunger becomes less".

Auch nach meinen Erfahrungen ist die Feinheit des Nahrungsauswahlvermögens bei *Stentor coeruleus* seinem Hungergrad umgekehrt proportional. Die Sensibilität der „Prüfstelle" und damit die Aus-

lösung des Auswurfmechanismus scheint eine Funktion des Sättigungsgrades des Tieres zu sein.

Der gesättigte *Stentor* ist wählerischer in bezug auf seine Nahrung als der hungrige. Er prüft sorgfältiger. So ist die Reizschwelle eine offenbar gleitende, sie variiert und ist abhängig von dem jeweiligen physiologischen Augenblickszustand des Tieres.

Die Feststellung dieser Daten gebiert die Frage nach dem Sitz dieses spezifischen Auswahlvermögens. Es ist bemerkenswert, daß einige Beobachtungen SCHAEFFER zu zwingen scheinen, von einem "stimulus-receiving organ" zu reden, ohne leider auf dieses Gebilde irgendwie weiter einzugehen. Ich erwähne das deshalb, weil mir hier ein Anknüpfungspunkt zu liegen scheint mit meiner Annahme einer streng lokalisierten Nahrungsprüf- und -auswahlstelle am Cytopharynxeingang.

Diese Vermutung scheint mir auf Grund meiner oben erwähnten Beobachtung und aus praktischen Gründen nicht ganz unberechtigt zu sein, um so mehr als sie durch Untersuchungen ROESLE's eine Bestätigung zu erfahren scheint. An einer Stelle seiner Arbeit, die sich mit der Reaktion von *Stentoren* auf Induktionsströme befaßt, heißt es: „. . . die Reaktion aber nur dann früher erfolgte, wenn der Strom direkt in die Peristomöffnung hineinging, so geht ferner daraus hervor, daß nicht die Peristomrandwimpern eine größere Reizbarkeit besitzen, wohl aber die Peristomöffnung, d. h. der Zellmund". Noch bezeichnender ist eine andere Stelle: „Es dürfte demnach die Annahme berechtigt sein, daß der Zellmund (die Peristomöffnung) die elektrisch reizbarste Stelle des Körpers darstellt und daß die Erregung des Tieres an der Anode erfolgt."

In seiner Zusammenfassung kommt er zu folgendem Schluß: „Wir können aus allen diesen evidenten Ergebnissen obiger Versuche ohne Zweifel den Schluß ziehen, daß die Reizbarkeit schon in den einzelligen Organismen der *Stentoren* und per analogiam der übrigen untersuchten Ciliaten eine Differenzierung erlitten hat, indem das Peristom und innerhalb desselben der Zellmund sich elektrischen Reizen gegenüber erregbarer zeigt als die übrigen Teile des Körperplasmas."

Ich muß gestehen, daß ich außer der wiederholt erwähnten Fibrille *Fi* (Textfig. X, Y) keine anatomische Unterlage für meine Vermutung fand, doch scheinen mir die Beobachtungsergebnisse die Annahme eines Zentrums für das Nahrungsauswahlvermögen des *Stentor coeruleus* am Cytostom *CS* (Fig. 9 Taf. 1, Textfig. W, Z,

B_1, C_1) nicht zu verbieten. Die direkte Wahrnehmung muß hier allerdings durch einen Analogieschluß ersetzt werden.

Gibt es nun eine physiologische Erklärung für dieses verschiedene Verhalten des *Stentor* im Hunger- und Sättigungszustand? So einfach diese Frage im ersten Augenblick erscheint, so groß ist die Fülle ungelöster Probleme, die sie einschließt. Was ist Hunger und was ist Appetit? Wo hört das Physiologische auf und wo beginnt das Pathologische dieser Vorgänge? Wodurch und wie werden diese doch alltäglichen Erscheinungen ausgelöst? Die Physiologie gibt darauf keine Antwort. Sie bezeichnet Hunger- und Appetitgefühl als Allgemeinempfindungen, ohne daß damit etwas erklärt wäre und nimmt ihre Zuflucht zu einer Fülle von Theorien, auf die ich hier nicht eingehen kann.

Soviel, glaube ich, steht jedenfalls fest: Die beobachteten Vorgänge der Nahrungsauswahl und ihr Ablauf im einzelnen machen so sehr den Eindruck des Gewollten und des zweckmäßig Überlegten, daß die Annahme von Hunger- oder Leermeldungen unentbehrlich zu sein scheint. Dem hypothetischen Zentrum im Cytostom des Tieres müssen Erregungen irgendwelcher Art, sei es auf plasmogenem oder neuroidogenem Wege zufließen. Um aber zu einem selektiven Verlangen nach bestimmten Stoffen zu kommen, müssen diese Meldungen notwendigerweise über die Schwelle des „Bewußtseins" gehoben werden.

Wir sehen daraus, wie kompliziert die Dinge liegen.

Wie bei höheren Tieren, so muß meines Erachtens bei *Stentor coeruleus* insbesondere und bei den Protozoen schlechtweg der Vorgang der Nahrungsaufnahme zerfallen in eine gnostische, in eine selektive und in eine effektive oder praktische Komponente. Alles deutet darauf hin, daß auch dieses Tier zunächst seine Nahrung erkennt, sie dann auf Grund unbekannter komplizierter assoziativer Vorgänge erwählt, um sie erst dann zu verschlingen.

So scheint mir auf Grund dieser Untersuchungen eine einfache mechanische Deutung der Nahrungsauswahl bei Protozoen, wie das einige Autoren wollen, in diesem Falle nicht auszureichen, vielmehr will mir eine Erklärung dieser Vorgänge im vitalistischen und psychologischen Sinne gerechtfertigter erscheinen.

VI. Zusammenfassung.

1. Bei *Stentor coeruleus* liegt die physiologische Bedeutung der Myoneme in der Wahrung der Konstanz der Bewegungsrichtung. Während das diffuse Kontraktionsvermögen des Protoplasma eine ungeordnete apolare Bewegung vermittelt, wird diese durch seine fortgeschrittenere Differenzierung, durch das Myonem, zu einer polar und eindimensional orientierten.

2. Die Myoneme liegen im Ectoplasma, allseitig von Protoplasma umgeben und stehen mit diesem in innigster Berührung. Myonemkanäle sind nicht vorhanden. Die Phänomene, die solche vortäuschen, verdanken ihre Existenz dem Einfluß der Konservierungsprozedur und müssen als Kunstprodukte gedeutet werden.

3. Die Myoneme beginnen als feine eben noch wahrnehmbare Fibrillen im Ectoplasma des äußeren Peristomrandes, verlaufen unter den Zwischenstreifen abwärts, werden allmählich dicker und streben dann konvergierend dem Fußende des *Stentor* zu. Hier biegen sie plötzlich nach innen um und verlaufen dann im zentralen Cytoplasma in Bündelform eng aneinander gelagert unter allmählicher pinselartiger Aufsplitterung aufwärts in der Richtung des Peristoms.

4. Statt eines regulären, gesetzmäßigen und konstanten Organisationsverhältnisses liegt in den Myonemverzweigungen Irregularität und Willkür.

5. Am unteren *Stentor*-Pol findet sich ein besonders differenzierter Protoplasmasaum, der bei dem Anheftungsvorgang des Tieres eine Rolle spielt.

6. Der Anheftungsmechanismus von *Stentor coeruleus* beruht im wesentlichen auf einer Saugnapfwirkung.

7. Die *Stentor*-Myoneme sind relativ breite und hohe Bänder. Ihr Querschnitt hat die Form einer Ellipse.

8. Der Myonemquerschritt erscheint bei den angewandten Färbemethoden nicht homogen, sondern differenziert sich in eine axiale Protoplasmamasse und eine relativ dicke Plasmahülle.

9. Die Myoneme von *Stentor coeruleus* weisen eine regelmäßige und gleichförmige Querstreifung auf.

10. In einigen Schnittbildern von *Stentor coeruleus* fanden sich vereinzelt Myoneme von rosenkranzartigem Aussehen. Lokale Verdichtungen der Myonemsubstanz — Myonembäuche — wechselten ab mit weniger dunkel gefärbten Myonembrücken. Diese Myonembäuche scheinen in direktem Zusammenhang zu stehen mit der Kontraktion,

doch ist ihre Deutung als Artefakt nicht mit Sicherheit auszuschließen.

11. In den Zwischenstreifen von *Stentor coeruleus* fanden sich in Begleitung der Myoneme feine fibrillenartige Organellen, die ich „Neuroide“ nenne. Wahrscheinlich sind diese Gebilde zu deuten als konduktile und koordinierende Elemente. Vielleicht liegt in diesem Befund eine Bestätigung der Neresheimer'schen „Neurophane“.

12. Myonem und Neuroid unterscheiden sich durch ihre Gestalt, Dicke und durch ihre verschiedene Affinität gegenüber Farbstoffen. Im kontrahierten Tier sind die Myoneme verkürzt und verdickt; die Neuroide verändern ihre Länge und Dicke nicht, sondern erfahren nur eine Schlängelung: Auf der einen Seite aktive Kontraktilität, auf der anderen passive Verlagerung.

13. Myonem und Neuroid treten miteinander in Beziehung. Einige Neuroide enden in den Myonemen, andere geben zu deren Versorgung nur Äste ab.

14. Bilder, die wahrscheinlich denen der von Neresheimer beschriebenen „Endknöpfchen“ der „Neurophane“ entsprechen, fand auch ich, konnte aber feststellen, daß diese scheinbaren eigentümlichen Modifikationen gewisser Neuroide lediglich optische Täuschungen darstellen.

15. 0,4 proz. Na_2SO_4-Lösung hat auf die Motilität von *Stentor coeruleus* einen lähmenden Einfluß.

16. Stützt man sich auf die Literatur, so läßt sich vielleicht eine kontinuierliche Entwicklungsreihe und damit eine Stufenleiter für ein „Nervensystem“ bei den Protozoen konstruieren, die, bei den relativ einfachen Amöben beginnend, über die Flagellaten hinaufführt bis zu den komplizierten Ciliaten.

Wieweit diese Hypothese haltbar ist, möchte ich nicht entscheiden.

17. Die Elemente der adoralen Membranellenzone bei *Stentor coeruleus* bestehen aus der extracytoplasmatisch gelegenen Membranelle und dem intracytoplasmatischen Basalapparat.

18. Die Membranelle ist dadurch charakterisiert, daß in ihr mehrere Einzelcilien durch Verwachsung und Verklebung als funktionelle Einheit, als physiologischer Verband höherer Ordnung in die Erscheinung treten.

19. Die Basalkörperchen der einzelnen Membranellencilien sind in zwei Reihen als feine eng benachbarte Pünktchen angeordnet. Ihre Gesamtheit bildet den Basalsaum.

20. Die Verankernng der Membranelle im Cytoplasma geschieht

mit Hilfe einer dünnen strukturlosen und rechteckigen Basallamelle. Eine Verbindung der Basallamellen als solche untereinander besteht nicht.

21. Die von früheren Autoren beschriebenen „Endfädchen“ und „Basalfibrillen“ sind optische Trugbilder, bedingt durch die Torsion und dachziegelartige Aneinanderlagerung der Basallamellen.

22. Der ganze Basalapparat hat rein mechanische Funktion, er dient zur Verankerung der Membranellen.

23. Die Torsion der Basallamelle erscheint mir als sinnreiche biotechnische Vervollkommnung der intracytoplasmatischen Membranellenverankerung.

24. In der Nähe des Cytostoms lösen sich Membranelle und Basalsaum in ihre Bestandteile auf, um sich als isolierte Cilien mit Basalkörperchen in das Innere des Tieres fortzusetzen.

25. An der Innenseite der Basalsäume verläuft eine feine ungeschlängelte in fast allen Schnitten wiederkehrende Fibrille, der ich reizleitende und funktionell koordinierende Funktion zuschreiben möchte.

26. Das Peristomfeld von *Stentor coeruleus* steigt in rechts gewundener Spirale wendeltreppenartig in die Tiefe bis zu einer taschenartigen Einbuchtung, in deren Grund das Cytostom mit seinem Übergang in Cytopharynx und Ösophagus liegt.

27. Die Peristomfeldmyoneme gehen aus von dem inneren Rand der linken Membranellenzone, ohne mit ihr in Kontakt zu stehen.

28. Die Peristomfeldmyoneme sind schlanker und dünner als die Körperwandmyoneme. Feinere Strukturen (Querstreifung, axiale Markschicht, periphere Plasmahülle) konnten nicht festgestellt werden.

29. Alle Peristomfeldmyoneme verlaufen in Richtung des Uhrzeigers isoliert, ohne zu anastomosieren, kontinuierlich bis zum Ende des Ösophagus.

30. Der Mund von *Stentor coeruleus* liegt an der tiefsten Stelle des Peristomfeldes und bezeichnet dessen Übergang in den eigentlichen Schlundkopf und Schlund.

31. Cytostom, Cytopharynx und Osophagus in ihrer Gesamtheit geben ihrem Verlauf nach ungefähr die Gestalt einer Korkzieherwindung wieder. Der Mund und das Ende des Schlundes liegen etwa in derselben Frontalebene, während der Ösophagusbeginn in dorsal-konvexer Richtung verläuft.

32. Im Verlaufe des Nahrungsweges lassen sich morphologisch und funktionell drei Ciliensysteme unterscheiden: die Membranellen, die Peristomfeldcilien und die Cytostom-, Cytopharynx-Ösophagus-

cilien. Von letzteren nehmen die Mundcilien eine funktionelle Sonderstellung ein.

33. Mit der zunehmenden Tiefe ihrer Lage geht eine zahlenmäßige Verringerung der Cilien Hand in Hand.

34. *Stentor coeruleus* besitzt in ausgesprochenem Maße die Fähigkeit der Nahrungsauswahl. Das Tier ist imstande, Nahrungspartikelchen, die ihm „schmecken", aufzunehmen, andere dagegen von der Aufnahme auszuschließen und wegzuschleudern.

35. Im Cytostom liegt eine „Nahrungsprüfstelle", von deren Funktion die Auswahl der Nahrung abhängt.

36. Das Wegschleudern ungeeigneter Nahrung und das gleichzeitige und gleichmäßige Weiterbefördern verschluckter Teilchen innerhalb des Schlundes ist nur möglich durch die Annahme einer plötzlichen Richtungsänderung des Cilienschlages im Cytostombereich.

37. Die Sensibilität der „Prüfstelle" und damit die Auslösung des Auswurfmechanismus scheint eine Funktion des Sättigungsgrades des Tieres zu sein, d. h. die Feinheit des Nahrungsauswahlvermögens bei *Stentor coeruleus* ist seinem Hungergrad umgekehrt proportional.

38. Das Cytostom hat die Fähigkeit, sich nach Bedarf aktiv zu öffnen und zu schließen.

39. Cytopharynx und Ösophagus besitzen neben großer Ausdehnungsmöglichkeit die Fähigkeit zu peristaltischer Bewegung.

Ich möchte diese Arbeit nicht abschließen, ohne meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geh. Rat KORSCHELT, für die Anregung zu den vorliegenden Untersuchungen und seine stets freundliche Unterstützung auch an dieser Stelle meinen herzlichen Dank auszusprechen.

Für Rat und Tat bin ich Herrn Prof. TÖNNIGES zu großem Dank verpflichtet. Auch danke ich den Assistenten des Zoolog. Instituts, Herrn Priv.-Dozenten Dr. v. HAFFNER, Herrn Dr. MATTES und dem Herrn Oberpräparator WIESE für ihre freundliche Hilfe.

Daß die Arbeit in absehbarer Zeit zur Vollendung kam, ist nicht zum wenigsten auf die Entlastung von anderen Arbeiten durch meinen Chef, den Direktor des Anatomischen Instituts, Herrn Prof. GÖPPERT, zurückzuführen. Ich danke ihm dafür auch an dieser Stelle herzlich.

VII. Buchstabenerklärung.

a = horizontal verlaufendes Teilstück des Neuroids N.
a_1 = schräg nach unten verlaufendes Teilstück des Neuroids N.
aa = kleine untere Rechteckseite der Basallamelle.
A = Myonemgabel.
A_2 = Anastomose von 2 Myonemen.
A_3 = Anastomose von 3 Myonemen.
A_4 = Anastomose von 4 Myonemen.
ASt = Nahrungsaufprallstelle.
b = horizontal verlaufendes Teilstück des Neuroids N.
bb = hinterer Teil der großen Basallamellenseite.
B = Myonemgabel.
Bk = Basalkörperchen.
Bl = Basallamelle.
BM = Blind endigende Myoneme.
BS = Basalsaum.
C = Myonemgabel.
CG = Cytopharynxgewölbe.
Ci = Cilien.
CM = Cytopharynxmyoneme.
CP = Cytopharynx.
CS = Cytostom.
CPC = Cytopharynxcilien.
CSC = Cytostomcilien.
D = Myonemgabel.
E = Myonemgabel.
EF = Endfädchen.
F = Myonemgabel.
Fi = konduktile Peristomfeldfibrille.
FStr = fibrilläre Membranellenstreifung.
K = Neuroidknöpfchen.
KC = Körpercilien.
Ke = Kern.
L = zwei Lamellen verschmolzener Cilien.
LR = luftleerer Raum unter dem Myonemzelt.
M = Myonem.
Mb = Myonembündel.
MB = Myonembauch.
MBK = Myonembrücke.
Mbr = Membranelle.
Mg = Myonemgabel.
MZ = Myonemzelt.
N = Neuroid.
Na = Nahrungspartikel.
Nt = Neuroidast.
NW = Neuroidschlängelung.
NWg = Nahrungsweg.
NQ = Neuroidquerschnitt.
O = Ösophagus.
OB = Ösophagusbeginn.
OC = Ösophaguscilien.
OeM = Ösophagusmyoneme.
OM = Ösophagusmündung.
OS = optische Schnittebene durch das schematisierte Neuroid N.
P = pinselartige Aufsplitterung des Myonembündels.
PD = Cytopharynxdach.
PfL = Pfeillinie für den Nahrungsweg.
PH = Protoplasmahülle.
PL = protoplasmatische Grenzleiste zwischen Cytopharynx und Ösophagus.
PM = Peristomfeldmyonem.
PMa = Protoplasmamark.
PR = Protoplasmaring.
Q = Querschnitt des schematisierten Neuroids N.
QStr = Myonemquerstreifung.
S = Protoplasmasaum am unteren Stentorpol.
Sl = Saumlippe.
SN = Napfartige Vertiefung am Stentorfuß.
TOC = tiefe Ösophaguscilien.
UB = Umbiegungsstelle der Wandmyoneme in das Innere des Tieres.
UG = Übergangsstelle des Ösophagus ins Cytoplasma.
V = Verbindung von Neuroid und Myonem.
VB = Verbreiterung des unteren Stentorendes zu beiden Seiten des Saugnapfes.

VIII. Literaturverzeichnis.

1) ALEXEIEFF, A. (1912): Sur la revision du genre Bodo EHRBG. Arch. f. Protistenk. Bd. 26.

2) BAGLIONI, S. (1913): Physiologie des Nervensystems. WINTERSTEIN. Handb. d. vergleich. Physiol. Bd. 4. Jena.

3) BALLOWITZ, E. (1890): Fibrilläre Struktur und Kontraktilität. PFLÜGER's Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 46.

4) BERNSTEIN, J. (1915): Experimentelles und Kritisches zur Theorie der Muskelkontraktion. PFLÜGER's Arch. Bd. 162.

5) BRAUER, A. (1885): Bursaria truncatella unter Berücksichtigung anderer Heterotrichen und der Vorticellen. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 19.

6) BRAUNE, R. (1914): Untersuchungen über die im Wiederkäuermagen vorkommenden Protozoen. Arch. f. Protistenk. Bd. 32.

7) BÜTSCHLI, O. (1887/89): Protozoa. BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreiches Bd. 1 Abt. 3.

8) CZAPEK, F. (1898): Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 32.

9) DALEY MCDONALD, J. (1922): On Balantidium coli (Malsten) and Balantidium suis (sp. nov.) with an account of their neuromotor apparatus. Univ. of Calif. Publ. in Zool. Vol. 20 No. 10.

10) DELAGE, YVES et HÉROUARD, EDGARD (1896): Traité de Zoologie concrète. T. I. La Cellule et les Protozoaires. Paris, Schleicher Frères, Editeurs.

11) DEMBOWSKI, J. (1923): Bewegung von Paramaecium caudatum. Arch. f. Protistenk. Bd. 47.

12) DOFLEIN, F. (1916): Lehrbuch der Protozoenkunde. 4. Aufl. Gustav Fischer, Jena.

13) EHRENBERG, C. G. (1838): Die Infusionsthiere als vollkommene Organismen. Leipzig.

14) ENGELMANN, TH. W. (1879): Physiologie der Protoplasma- und Flimmerbewegung. HERMANN's Handb. d. Physiol. Bd. 1.

15) — (1875): Kontraktilität und Doppelbrechung. PFLÜGER's Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 11.

16) — (1876): Über Entwicklung und Fortpflanzung der Infusorien. Morphol. Jahrb. Bd. 1.

17) — (1880): Zur Anatomie und Physiologie der Flimmerzelle. PFLÜGER's Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 23.

18) ENTZ, GÉZA (1888): Studien über Protisten. Aufträge der Kgl. Ung. Naturw. Ges. Budapest.

19) — (1919): Studien über Organ und Biologie der Tintinniden. Arch. f. Protistenk. Bd. 15.

20) FABRE-DOUMERGUE, P. (1888): Recherches anatomiques et physiologiques sur les infusoires ciliés. Annales des sciences nat. Zool. T. 1. 5.

21) FAURÉ-FRÉMIET, E. (1908): Le Tintinnideum inquilinum (Travail du laboratoire de Cytologie de l'école des Hautes Etudes au Collège de France). Arch. f. Protistenk. Bd. 11.

22) Fitting, H. (1905): Die Reizleitungsvorgänge bei den Pflanzen. I. Teil: Das Vorkommen von Reizleitungsvorgängen bei den Pflanzen und die Methoden zu ihrem Nachweise. Ergebn. d. Physiol. I. u. II. Abt. 4. Jahrg.
— (1906): II. Teil: Der Ablauf der Reizleitungsvorgänge. Ebenda 5. Jahrg.
23) Fürth, O. v. (1919): Die Kolloidchemie des Muskels und ihre Beziehung zu den Problemen der Kontraktion und der Starre. Ergebn. d. Physiol. Bd. 17.
24) Grassi, B. u. Schewiakoff, W. (1859): Beiträge zur Kenntnis der Megastoma entericum. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 46.
25) Greeff, R. (1870/71): Untersuchungen über den Bau und die Naturgeschichte der Vorticellen. Arch. f. Naturgesch. Bd. 1.
26) Griffin, L. E. (1910): Euplotes worcesteri sp. nov. I. Structure. Philippine jour. Sci. Vol. 5.
27) — (1910): Euplotes worcesteri sp. nov. II. Division. Ibid.
28) Gruber, A. (1878): Die Haftorgane der Stentoren. Zool. Anz. Jahrg. 1.
29) — (1886): Beiträge zur Kenntnis der Physiologie und Biologie der Protozoen. Ber. d. naturf. Ges. Freiburg i. B. Bd. 1 Heft 2.
30) Haberlandt, G. (1890): Das reizleitende Gewebesystem der Sinnpflanze. Leipzig.
31) — (1901): Über fibrilläre Plasmastrukturen. Ber. d. deutsch. bot. Ges.
32) Haeckel, E. (1873): Zur Morphologie der Infusorien. Jenaische Zeitschr. Bd. 7.
33) Hall, R. F. (1923): Morphology and binary fission of Menoidium incurvum (Fres.) Klebs. Univ. of Calif. Publ. in Zool. Vol. 20 No. 21.
34) Hartmann, M. (1925): Allgemeine Biologie. Eine Einleitung in die Lehre vom Leben. I. Teil. Gustav Fischer, Jena.
35) Heidenhain, M. (1911): Plasma und Zelle. v. Bardeleben, Handb. d. Anat. d. Menschen Bd. 8. Gustav Fischer, Jena.
36) Hodge and Aikins (1893): The Daily Life of Protozoons. Amer. Journ. Physiol.
37) Hürthle, K. (1909): Über die Strukturen der quergestreiften Muskelfasern von Hydrophilus im ruhenden und tätigen Zustand. Pflüger's Arch. Bd. 126.
38) Jennings, H. S. (1902): Studies on reactions to stimuli in unicellular organisms. On the behavior of fixed infusoria to the modifiability of Protozoon reactions. The Amer. Journ. of Physiol. Vol. 8.
39) — (1904): Contribution to the study of the behaviour of lower organisms. Washington, Carnegie Inst.
40) Johnson, H. P. (1893): A contribution to the morphology and biology of the stentors. Journ. of Morphology. Vol. 8, Boston U. S. A.
41) Kölliker, A. (1845): Die Lehre von der tierischen Zelle. Schleiden u. Nägeli's Zeitschr. f. wiss. Bot. Bd. 1 Heft 2.
42) Koernicke, N. (1903): Der heutige Stand der pflanzlichen Zellforschung. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 21, Generalvers.-Heft 66.
43) Kofoid, C. A. and Christiansen, E. B. (1915): On binary and multiple fission in Giardia muris (Grassi). Univ. of Calif. Publ. in Zoology Vol. 16.
44) — — (1915): On Giardia microti sp. nov. from the meadow mouse. Ibid. Vol. 16.
45) Kofoid, C. A. and Swezy, O. (1915): a) Mitosis and multiple fission in trichomonad flagellates. Proc. Amer. Acad. Arts and Sci. Boston Vol. 51.
46) Kofoid, C. A. (1915/16): Biological and medical significance of the intestinal flagellates. Proc. Sec. Pan Amer. Sci. Comp.
47) Kofoid, C. A. and Swezy, O. (1919): Studies on the parasites of the termites. Univ. of Calif. Publ. in Zoology Vol. 20 No. 1—4. — I. On Streblomastix strix, a polymastigote flagellate with a linear plasmodial phase. II. On

Trichomitus termitidis, a polymastigote flagellate with a highly developed neuromotor system. III. On Trichonympha campanula sp. nov. IV. On Leidyopsis sphaerica gen. nov., sp. nov.

48) — — (1920): On the Morphology and Mitosis of Chilomastix Mesnili (WENYON), a common Flagellate of the human intestine. Univ. of Calif. Publ. in Zoology Vol. 20 No. 5.

49) — — (1922): Mitosis and fission in the active and encysted phases of Giardia enterica (GRASSI) of man, with a discussion of the method of origin of bilateral symmetry in the polymastigote flagellates. Ibid. Vol. 20 Nr. 8.

50) KRAFT, H. (1890): Zur Physiologie des Flimmerepithels bei Wirbeltieren. PFLÜGER's Arch. Bd. 47.

51) KÜHNE, W. (1859): Über direkte und indirekte Muskelreizung mittels chemischer Agentien. Arch. f. Anat. Jahrg. 1859.

52) — (1859): Über Muskelzuckungen ohne Beteiligung der Nerven. Ibid.

53) — (1859): Untersuchungen über Bewegungen und Veränderungen der kontraktilen Substanz. Ibid.

54) — (1859): Über sog. idiomuskuläre Kontraktion. Ibid.

55) KUHLA, F. (1900): Die Plasmaverbindungen bei Viscum album. Bot. Zeitung Jahrg. 58.

56) LANG, A. (1901): Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. Protozoa.

57) LEBEDEW, W. (1909): Über Trachelocerca phoenicopterus COHN (ein marines Infusor). Arch. f. Protistenk. Bd. 13.

58) LIEBERKÜHN, N. (1857): Beiträge zur Anatomie der Spongien. MÜLLER's Arch. p. 403 (Anmerkung).

59) LOEB, J. (1897): Zur Theorie der physiologischen Licht- und Schwerkraftwirkungen. Arch. f. d. ges. Physiol. Vol. 66.

60) — (1907): Concerning the theory of tropisms. Journ. of exper. Zool. Vol. 4.

61) — (1913): Tropismen. WINTERSTEIN, Handb. d. vergl. Physiol. Bd. 4. Jena 1913.

62) LÜHE, M. (1913): LANG, A., Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere. 1. Bd. Protozoa.

63) MAST, S. O. (1910): Reactions in Amoeba to light. Journ. of exper. Zool. Vol. 9.

64) MAIER, H. N. (1902): Über den feineren Bau der Wimperapparate der Infusorien. Arch. f. Protistenk. Bd. 2.

65) MARCUS, H. (1913): Über die Struktur einer glatten Muskelzelle und ihre Veränderung bei der Kontraktion. Anat. Anz. Bd. 44.

66) MAUPAS, E. (1883): Contribution à l'étude morphologique et anatomique des infusoires ciliés. Arch. de Zool. expér. (2) T. 1.

67) MAURER, F. (1894): Die Elemente der Rumpfmuskulatur bei Cyclostomen und höheren Wirbelthieren. Morph. Jahrb. Bd. 21.

68) MEISSNER, M.: Beiträge zur Ernährungsphysiologie der Protozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 46.

69) METALNIKOW, S. (1907): Über die Ernährung der Infusorien und deren Fähigkeit, die Nahrung zu wählen. Travaux de la Soc. Imp. des Naturalists de St. Pétersbourg Bd. 38 Lief. 1 Nr. 4.

70) METZNER, R. (1902): Untersuchungen an Megastoma entericum aus dem Kaninchendarm. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 70.

71) METZNER, G. (1920): Zur Mechanik der Geißelbewegung. Biol. Zentralbl. Bd. 40.

72) MEYER, A. (1920): Analyse der Zelle. Gustav Fischer, Jena 1920.

73) Moxon, W. (1869): On some points of the Anatomy of Stentor and its mode of Division. Journ. of anat. and physiol. Vol. 3.
74) Nemec, B. (1900): Die Reizleitung und die reizleitenden Strukturen bei der Pflanze. Biol. Zentralbl. Bd. 20.
75) — (1897): Cytologische Untersuchungen an Vegetationspunkten der Pflanzen. Sitz.-Ber. d. böhm. Ges. d. Wiss. Prag.
76) — (1899): Über die karyokinetische Kernteilung in der Wurzelspitze von Allium cepa. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 33 p. 313.
77) Nestler, A. (1898): Über die durch Wundreiz bewirkten Bewegungserscheinungen des Zellkernes und des Protoplasmas. Sitz.-Ber. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien.
78) Neresheimer, E. R. (1903): Über die Höhe histologischer Differenzierung bei heterotrichen Ciliaten. Arch. f. Protistenk. Bd. 2.
79) — (1907): Nochmals über Stentor coeruleus. Arch. f. Protistenk. Bd. 9.
80) Nirenstein, E. (1905): Beiträge zur Ernährungsphysiologie der Protisten. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 5.
81) Peter, K. (1899): Das Zentrum für die Flimmer- und Geißelbewegung. Anat. Anz. Bd. 15.
82) Pfeffer, W. (1888): Über chemotaktische Bewegungen von Bakterien, Flagellaten und Volvocineen. Unters. Bot. Inst. Tübingen Bd. 2.
83) Plenge, H. (1900): Über die Verbindungen zwischen Geißel und Kern bei den Schwärmerzellen der Mycetozoen und bei Flagellaten und über die an Metazoen aufgefundenen Beziehungen der Flimmerapparate zum Protoplasma und Kern. Diss. Marburg und Verh. des naturhist.-med. Vereins zu Heidelberg N. F. Bd. 6 Heft 3.
84) Prowazek, S. (1903): Protozoenstudien III (Euplotes harpa). Arb. a. d. Zool. Inst. d. Univ. Wien Bd. 14.
85) Pütter, A. (1904): Die Reizbeantwortung der ciliaten Infusorien. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 3 Heft 4.
86) Rees, Ch. W. (1922): The neuromotor apparatus of Paramaecium. Univ. of Calif. Publ. in Zool. Vol. 20 No. 14.
87) Roskin, Gr. (1915): La structure des myonèmes contractiles de Stentor coeruleus. Tirage à part de „memoires Scientifiques des Chaniavsky Université de Moscou Vol. 1.
88) — (1923): Die Cytologie der Kontraktion der glatten Muskelzellen. (Aus dem Inst. f. exper. Biol. zu Moskau. Dir. Prof. Koltzoff.) Arch. f. Zellforsch. Bd. 17 Heft 3.
89) Roesle, E. (1903): Die Reaktion einiger Infusorien auf einzelne Induktionsschläge. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 2.
90) Rouget, Ch. (1861): Sur les phenomènes de polarisation qui s'observent dans quelques tissus végét. et des animaux. Journ. de la physiol. T. 5.
91) Schaeffer, A. A. (1910): Selection of Food in Stentor coeruleus (Ehrbg.). The Journ. of Exper. Zool. Vol. 8.
92) Schaffer, J. (1899): Zur Kenntnis glatter Muskelzellen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 66 Heft 2.
93) Schmidt, W. J. (1924): Die Bausteine des Tierkörpers im polarisierten Lichte. Friedrich Cohen, Bonn.
94) Schmidt, O. (1864): Lehrb. d. vergl. Anat. II. Aufl.
95) — (1864): Supplement der Spongien des Adriatischen Meeres. Leipzig.

96) SCHRÖDER, O. (1906): Beiträge zur Kenntnis von Stentor coeruleus EHRBG. und Stentor roeselii EHRBG. Arch. f. Protistenk. Bd. 8.
97) SCHUBERG, A. (1889): Zur Kenntnis des Stentor coeruleus. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog. der Tiere, Bd. 4.
98) — (1905): Über Cilien und Trichocysten einiger Infusorien. Arch. f. Protistenk. Bd. 6.
99) SIMROTH, H. (1876): Zur Kenntnis des Bewegungsapparates der Infusionsthiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 12.
100) SHARP, R. G. (1914): Diplodinium ecaudatum with an account of its neuromotor apparatus. Univ. of Calif. Publ. in Zool. Vol. 13 Nr. 4.
101) STEIN, F. v. (1867): Der Organismus der Infusionsthiere. II. Abt. Leipzig.
102) STERKI (1878): Beiträge zur Morphologie der Oxytrichinen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 31.
103) STUART, A. (1867): Über die Flimmerbewegung. Inaug.-Diss. Dorpat.
104) SWEZY, O. (1916): The kinetonucleus of flagellates and the binuclear theory of HARTMANN. Univ. of Calif. Publ. in Zool. Vol. 16.
105) TANGL, E. (1879—81): Über offene Kommunikationen zwischen den Zellen des Endosperms einiger Samen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 12.
106) TAYLOR, C. V. (1920): Demonstration of the function of the neuromotor apparatus in Euplotes by the method of microdissection. Univ. of Calif. Publ. in Zool. Vol. 19 No. 13.
107) THORN, K. (1905): Über den feineren Bau von Didinium. Arch. f. Protistenk. Bd. 5.
108) VERWORN, M. (1889): Psychophysiologische Protistenstudien. Jena.
109) — (1890, 1897): Die polare Erregung der Protisten durch den galvanischen Strom. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 46, Bd. 65.
110) WHITMAN, C. O. (1893): The inadequacy of the cell-theory of development. Journ. of Morphol. Vol. 8.
111) WILSON, C. W. (1916): On the life history of a soil amoeba. Univ. of Calif. Publ. in Zool. Vol. 16.
112) WINTERSTEIN (1914): Handb. d. vergl. Physiol. Bd. 3, 1_1.
113) WRCZESSNIOWSKI, A. (1877): Beiträge zur Naturgeschichte der Infusorien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 29.
114) YOCOM, H. B. (1918): The neuromotor apparatus of Euplotes patella. Univ. of Calif. Publ. in Zool. Vol. 18 No. 14.

IX. Tafelerklärung.

Sämtliche Abbildungen beziehen sich auf *Stentor coeruleus*. Benutzt wurde ein Zeiss'sches Mikroskop. Einige Figuren wurden mit Hilfe des Abbe'schen Zeichenapparates teils in der Höhe des Objekttisches, teils in der des Arbeitstisches entworfen und ausgeführt.

Zeichenerklärung.

BS = Basalräume.
Ci = Cilien.
CP = Cytopharynx.
CPC = Cytopharynxcilien.
CS = Cytostom.
CSC = Cytostomcilien.
KC = Körpercilien.
Ke = Kern.
M = Myonem.
Mb = Myonembündel.
Mbr = Membranelle.
MZ = Myonemzelt.
N = Neuroid.
OC = Ösophaguscilien.
P = Pinselartige Aufsplitterung des Myonembündels.
PM = Peristomfeldmyoneme.
S = Protoplasmasaum am unteren *Stentor*-Pol.
Sl = Saumlippe.
SN = Napfartige Vertiefung am *Stentor*-Fuß.
TOC = Tiefe Ösophaguscilien.
US = Übergangsstelle des Ösophagus ins Cytoplasma.

Tafel 1.

Fig. 1—4 sind Übersichtsbilder für die Fußregion bei *Stentor coeruleus*.

Fig. 1. Längsschnitt durch einen kontrahierten *Stentor*. Das Myonemzelt mit seiner innerplasmatischen Fortsetzung als Myonembündel und dessen pinselartige Aufsplitterung sind gut zu erkennen. Der Protoplasmasaum in der Umgebung des Myonemzeltes ist in seiner ganzen Ausdehnung sichtbar. Optik: Comp. Oc. 6; Obj. $^1/_{12}$ Homog. Immers. Apert. 1,20.

Fig. 2. Das Bild zeigt im Prinzip dasselbe wie Fig. 1, nur sind hier der in Fig. 1 noch intakte Saugnapf und der Protoplasmasaum angeschnitten. Das Myonemzelt mit dem darunter befindlichen luftleeren Raum und dessen Abgrenzung durch die Saumlippe sind gut zu erkennen. Optik: Comp. Oc. 6; Obj. $^1/_{12}$ Hom. Immers. Apert. 1,20.

Fig. 3. Dasselbe wie Fig. 2. Die feine pinselartige Aufsplitterung des Myonembündels ist nicht mehr sichtbar. Optik: Comp. Oc. 6; Obj. $^1/_{12}$ Hom. Immers. Apert. 1,20.

Fig. 4. Ergänzt Fig. 3. Optik: Comp. Oc. 6; Obj. $^1/_{12}$ Hom. Immers. Apert. 1,20.

Fig. 5. Teilstück eines Querschnittes. Zwei Körperwandmyoneme im Querschnitt mit ihrer Differenzierung in Plasmamark und -hülle. Außerhalb dieser ihr Neuroid. Drei Körperwandcilien sind sichtbar. Optik: Comp. Oc. 4; Obj. $^1/_{12}$ Hom. Immers. Apert. 1,20.

Fig. 6. Zeigt dasselbe wie Fig. 5, nur in größerem Ausmaß. Optik: Comp. Oc. 4; Obj. $^1/_{12}$ Hom. Immers. Apert. 1,20.

Fig. 7. Der Querschnitt ist weniger ideal als in Fig. 6. Durch die leicht tangentiale Schnittrichtung sind einzelne Myoneme von der Breitseite sichtbar. Die Neuroide kommen in längerer Ausdehnung zu Gesicht. Optik: Comp. Oc. 4; Obj. $^1/_{12}$ Hom. Immers. Apert. 1,20.

Fig. 8. Dasselbe wie Fig. 7. Optik: Comp. Oc. 4; Obj. $^1/_{12}$ Hom. Immers. Apert. 1,20.

Fig. 9. Schnitt durch die Cytostom- und Cytopharynxregion. Der Mund ist fast halbiert und seine cytopharyngeale Fortsetzung durch den Schnitt gestreift. Optik: Oc. 3; Obj. $^1/_{12}$ Hom. Immers. Apert. 1,20.

Fig. 10. Schnitt durch die Cytopharynxregion etwas unterhalb des Cytostoms. Optik: Oc. 3; Obj. $^1/_{12}$ Hom. Immers. Apert. 1,20.

Fig. 11. Schnitt durch den Ösophagus. Optik: Oc. 3; Obj. $^1/_{12}$ Hom. Immers. Apert. 1,20.

Tafel 2.

Mikrophotogramme mit LEITZ'schem mikrophotographischen Apparat hergestellt; ohne Retusche!

Kondensor LEITZ 101, Lichtquelle: Liliput-Bogenlampe. Platte: Silber-Eosin-Perux.

Fig. 12. Mikrophotographische Reproduktion eines Myonems mit einem deutlich geschlängelten Neuroid. Der Dickenunterschied beider Gebilde ist gut erkennbar. Optik: $^1/_{12}$ Ölimmers. Apert. 1,32. Periplan. Oc. 8 × bei einer Tubuslänge von 170 mm. Vergr. 1130fach.

Fig. 13 zeigt im Prinzip dasselbe wie Fig. 12. Optik: $^1/_{12}$ Ölimmers. Apert. 1,32. Periplan. Oc. 8 × bei einer Tubuslänge von 170 mm. Vergr. 1130fach.

Fig. 14. Photographische Wiedergabe eines Längsschnittes durch einen kontrahierten *Stentor*. Das Myonemzelt mit seiner innerplasmatischen Fortsetzung als Myonembündel und dessen pinselartige Aufsplitterung sind gut zu erkennen. Optik: $^1/_{16}$ Ölimmers. Apert. 1,32. Periplan. Oc. 5 × bei einer Tubuslänge von 170 mm. Vergr. 760fach.

Fig. 15. Die Aufnahme zeigt im Prinzip dasselbe wie die Photographie 14, nur sind hier der im Bild 14 noch intakte Saugnapf und der Protoplasmasaum angeschnitten. Unter dem Myonemzelt befindet sich ein luftleerer Raum, der durch die Saumlippe abgegrenzt wird. Optik: $^1/_{16}$ Ölimmers. Apert. 1,32. Periplan. Oc. 5 × bei einer Tubuslänge von 170 mm. Vergr. 760fach.

Fig. 16 ergänzt Bild 15. Die feine pinselartige Aufsplitterung des Myonembündels ist nicht mehr sichtbar. Optik: $^1/_{16}$ Ölimmers. Apert. 1,32. Periplan. Oc. 5 × bei einer Tubuslänge von 170 mm. Vergr. 760fach.

Fig. 17. Der Längsschnitt zeigt den Saugnapf mit dem darüberstehenden Myonemzelt und das untere Ende des Myonembündels, dessen Elemente gut unterscheidbar sind. Optik: $^1/_{16}$ Ölimmers. Apert. 1,32. Periplan. Oc. 5 × bei einer Tubuslänge von 170 mm. Vergr. 760fach.

Tafel 3—4.

Lückenlos zusammenhängende Schnittserie des Nahrungsweges bei *Stentor coeruleus*.

Fig. 18. Teilstück des Peristomfeldes. Myoneme und einzelne Basalsäume sind erkennbar. Optik: Oc. 3; Obj. $^1/_{12}$ Hom. Immers. Apert. 1,20.

Fig. 19. Ein größeres Teilstück als Fig. 18 mit Cytostomcilien. Optik: Oc. 3; Obj. $^1/_{12}$ Hom. Immers. Apert. 1,20.

Fig. 20. Dasselbe wie in Fig. 19. Optik: Oc. 3; Obj. $^1/_{12}$ Hom. Immers. Apert. 1,20.

Fig. 21. Dasselbe wie in Fig. 19. Die Cytostomcilien sind durch die Cytopharynxcilien abgelöst worden. Optik: Oc. 3; Obj. $^1/_{12}$ Hom. Immers. Apert. 1,20.

Fig. 22. Dasselbe wie in Fig. 21. Cytostom- und Cytopharynxcilien sind nicht mehr sichtbar. Statt ihrer sind hier die Ösophaguscilien zu erkennen. Optik: Oc. 3; Obj. $^1/_{12}$ Hom. Immers. Apert. 1,20.

Fig. 23. Dasselbe wie in Fig. 22. Optik: Oc. 3; Obj. $^1/_{12}$ Hom. Immers. Apert. 1,20.

Fig. 24. Dasselbe wie in Fig. 23. Optik: Oc. 3; Obj. $^1/_{12}$ Hom. Immers. Apert. 1,20.

Fig. 25. Dasselbe wie in Fig. 24. Die Ösophaguscilien beginnen spärlicher zu werden, ihre Abstände voneinander werden größer. Optik: Oc. 3; Obj. $^1/_{12}$ Hom. Immers. Apert. 1,20.

Fig. 26. Dasselbe wie Fig. 25. Die Zwischenräume zwischen den Ösophaguscilien haben sich vergrößert, die Cilien sind spärlicher geworden. Optik: Oc. 3; Obj. $^1/_{12}$ Hom. Immers. Apert. 1,20.

Fig. 27. Dasselbe wie in Fig. 26. Optik: Oc. 3; Obj. $^1/_{12}$ Hom. Immers. Apert. 1,20.

Fig. 28. Der Schnitt zeigt die tiefsten Ösophaguscilien und den allmählichen Übergang des Schlundes in das Cytoplasma. Optik: Oc. 3; Obj. $^1/_{12}$ Hom. Immers. Apert. 1,20.

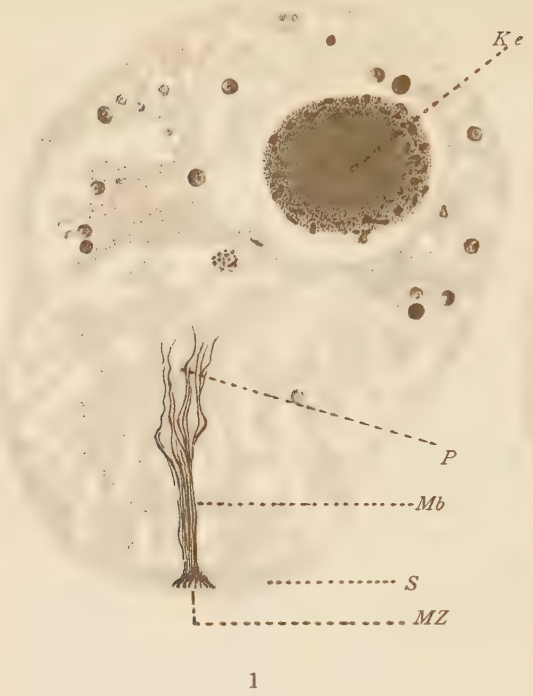
Fig. 29. Übergangsstelle von Ösophagus in Cytoplasma. Cilien sind nicht mehr vorhanden. Optik: Oc. 3; Obj. $^1/_{12}$ Hom. Immers. Apert. 1,20.

Lebenslauf.

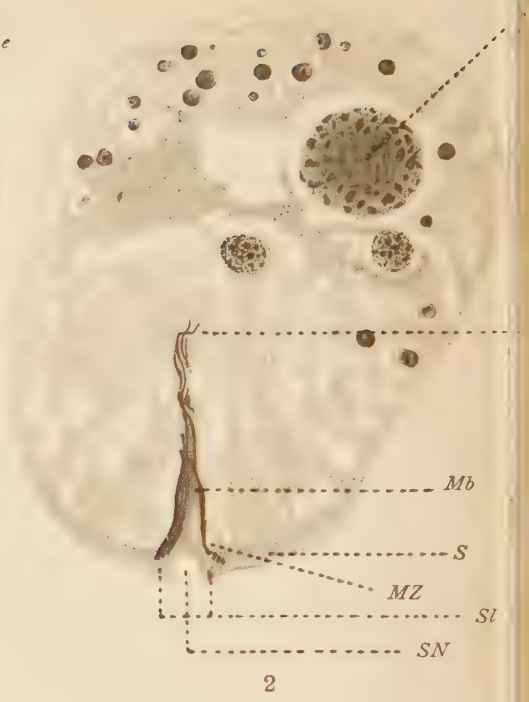
Am 26. Oktober 1897 wurde ich in Geestemünde geboren und besuchte dort das Realgymnasium, das ich Ostern 1916 mit dem Zeugnis der Reife verließ. Vom Jahre 1916 an nahm ich am Weltkriege teil, bis ich Ende 1919 aus französischer Gefangenschaft entfloh.

Im folgenden Jahre begann ich meine Studien in Marburg und machte dort im Jahre 1921 das Physikum. In Kiel, wo ich meine klinischen Semester verbrachte, bestand ich im Dezember 1923 das medizinische Staats- und Doktorexamen. Als Medizinalpraktikant war ich in Marburg tätig, wurde dort Assistent am anatomischen Institut und arbeitete am dortigen Zoologischen Institut, wo diese Arbeit angefertigt wurde.

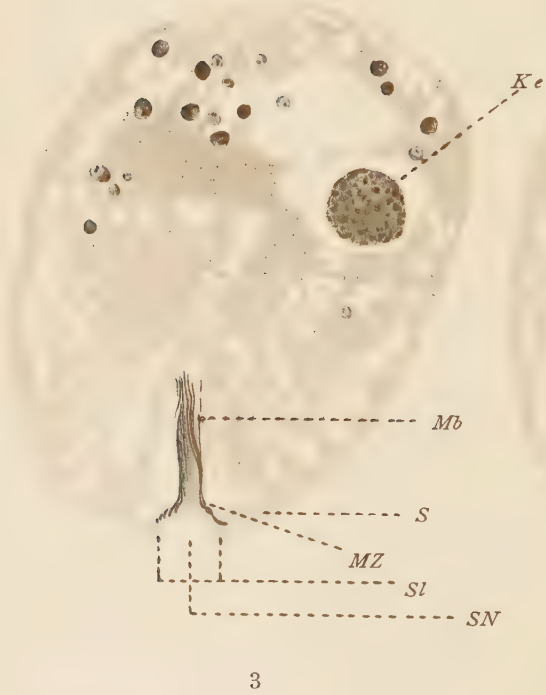
G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b H., Naumburg a. d. S.



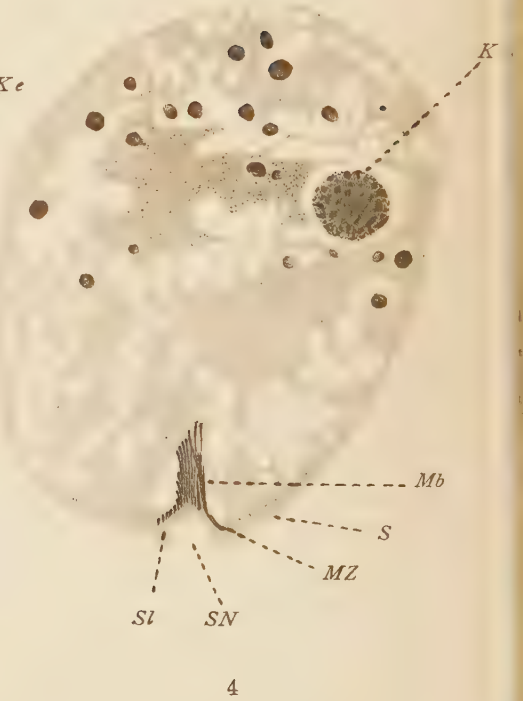
1



2



3

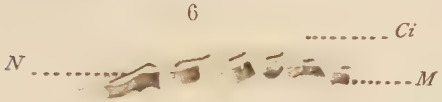


4

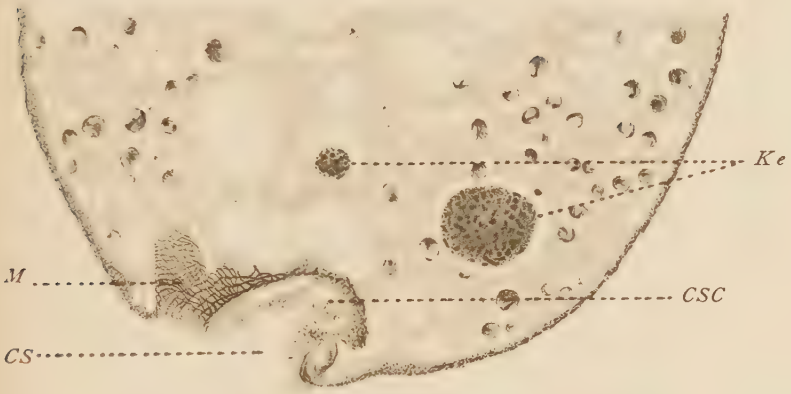
5

6

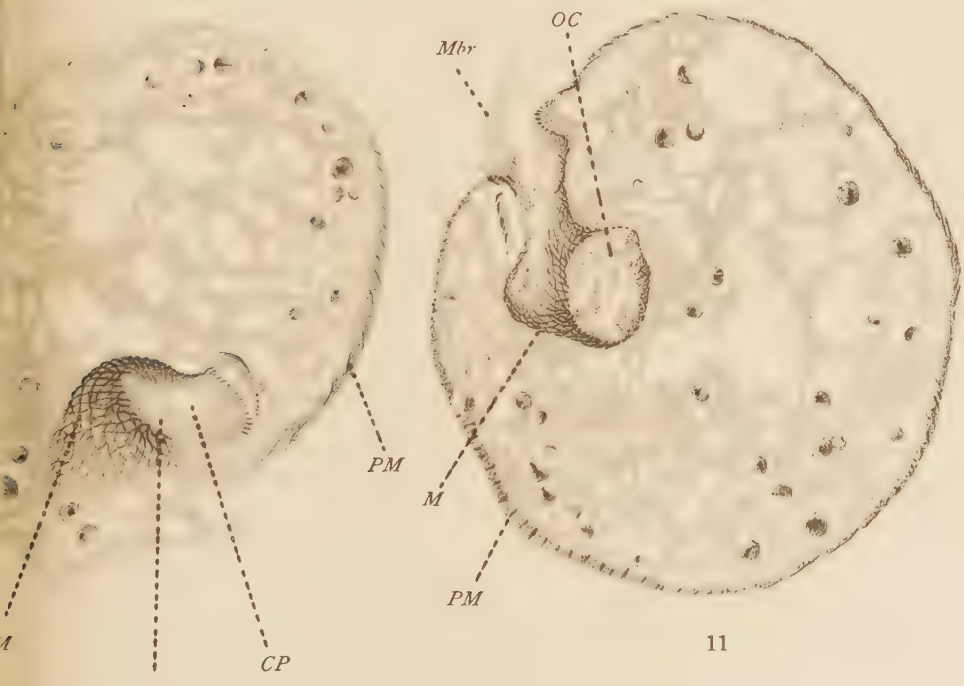
7



8



9



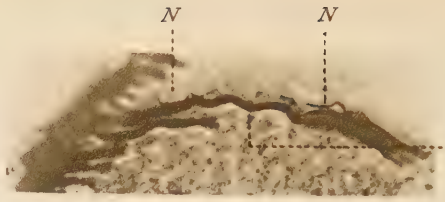
11

10

scher in Jena.

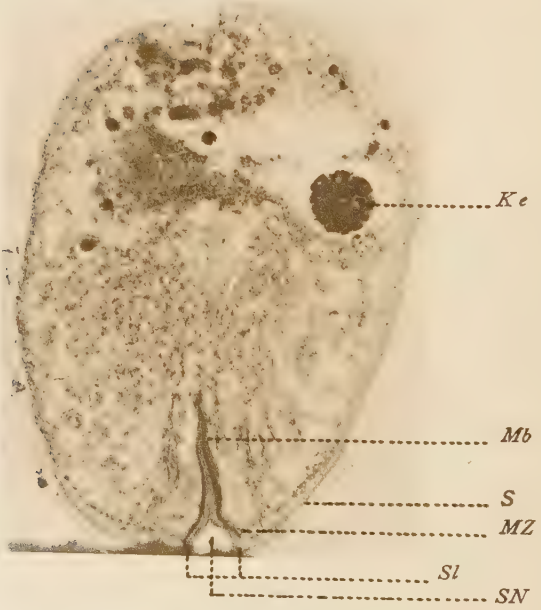
Lichtdruck von J. B. Obernetter, München.

12



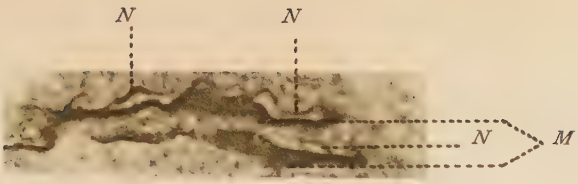
14

16



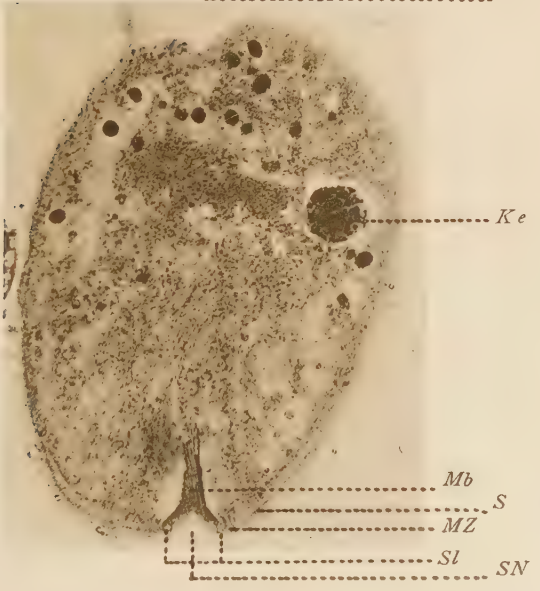
Verlag von Gu

13



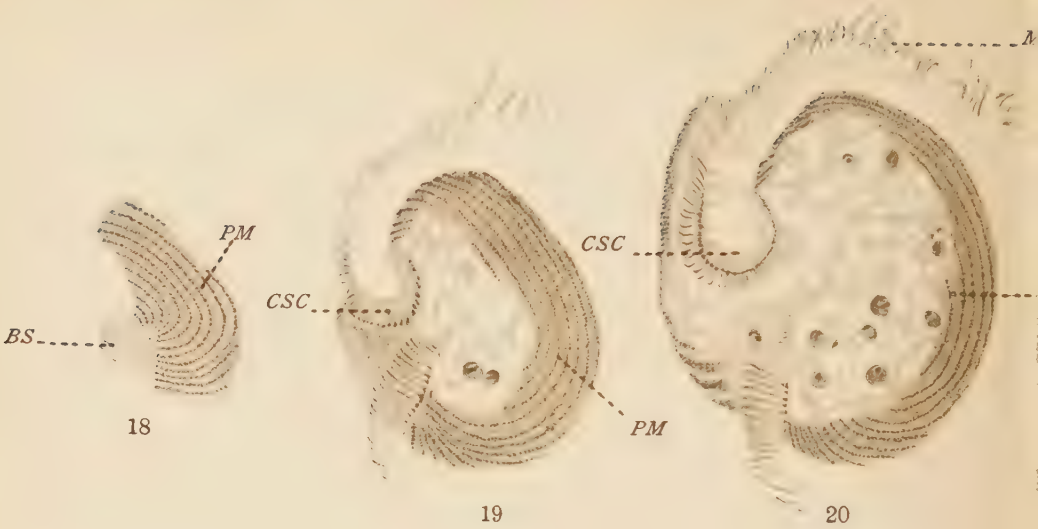
15

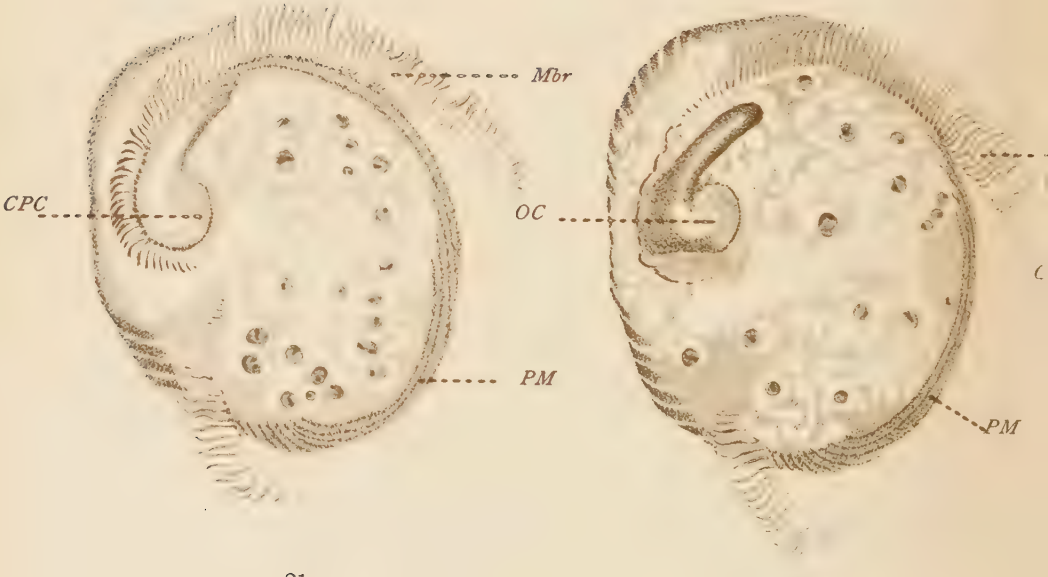
17

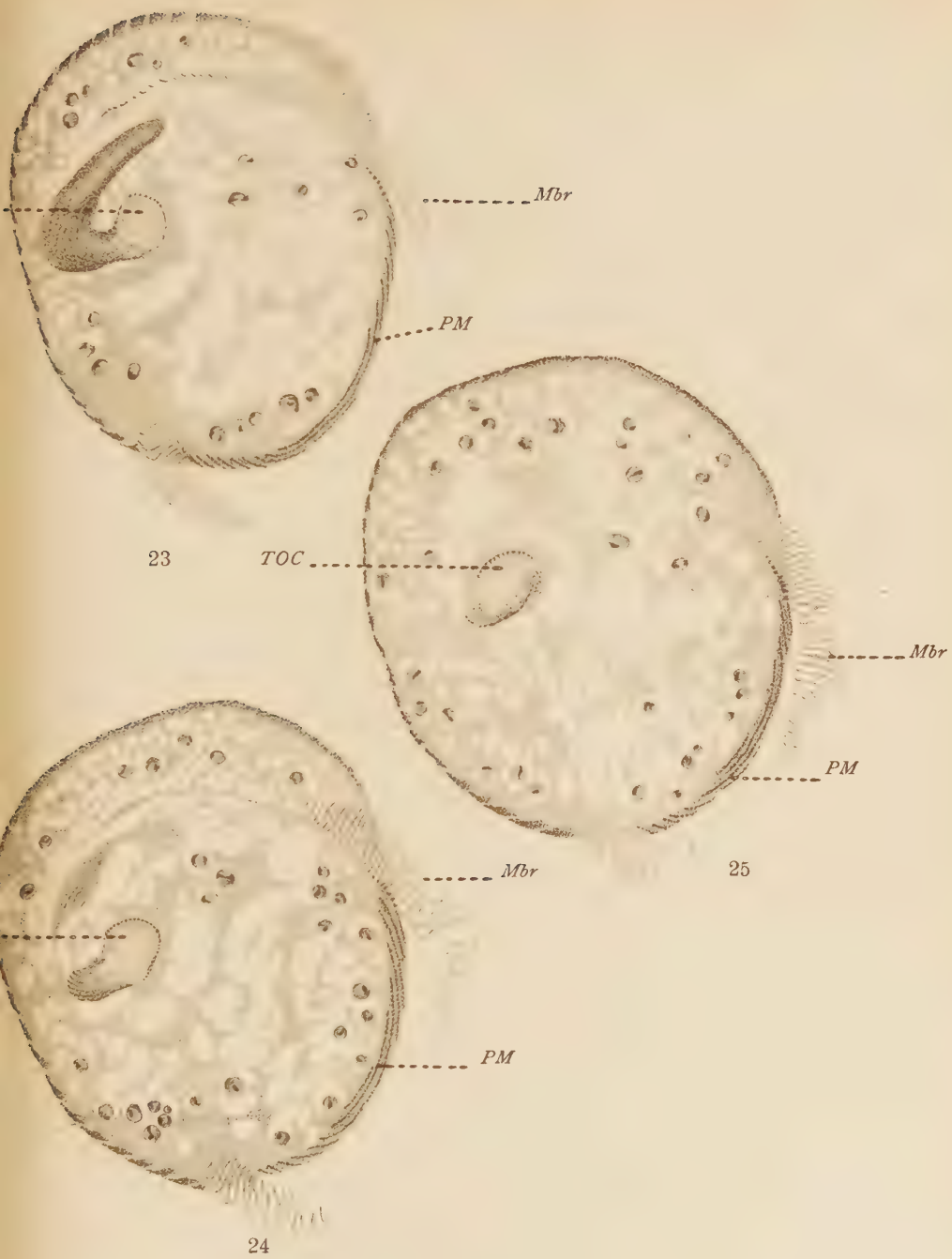


scher in Jena.

Lichtdruck von J. B. Obernetter, München.


PM
BS
18
CSC
PM
19
CSC
20


Mbr
CPC
PM
21
OC
PM
22

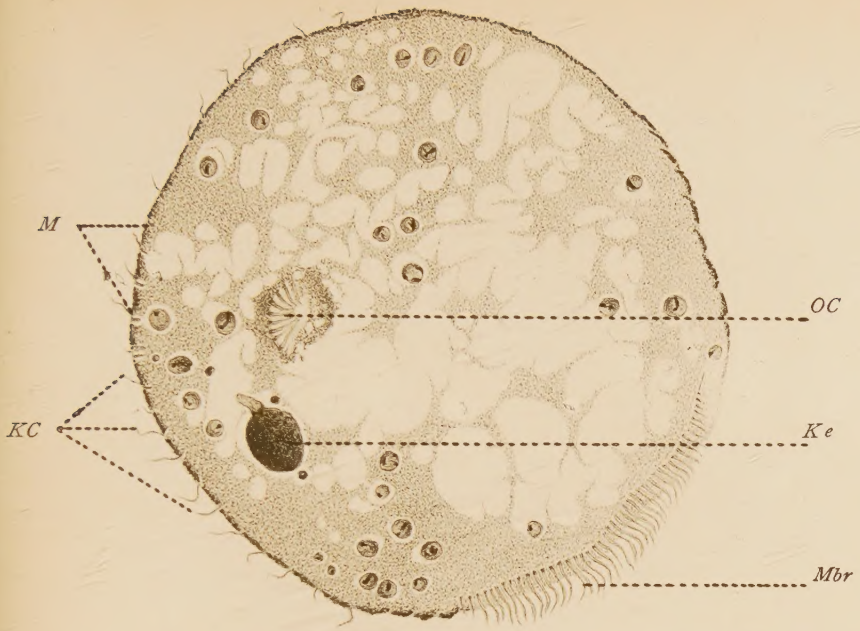


scher in Jena.

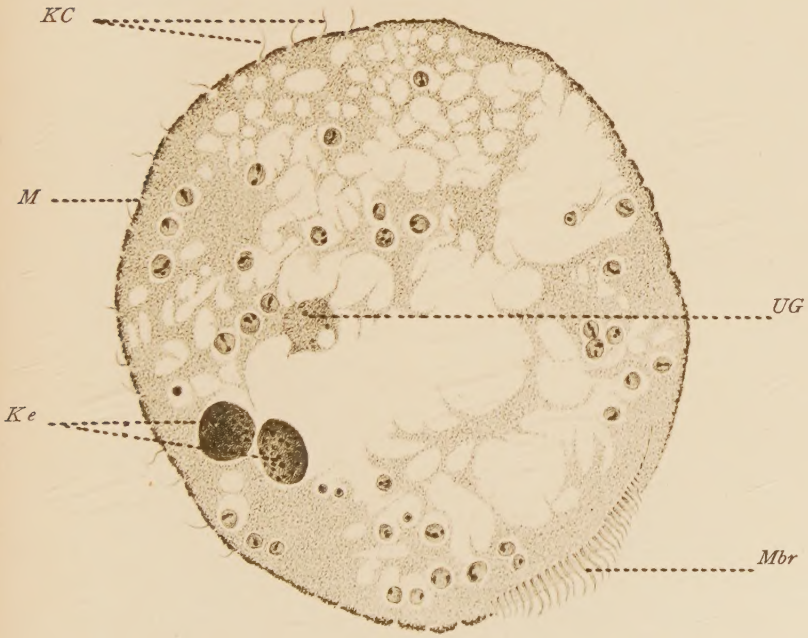
Lichtdruck von J. B. Obernetter, München.

26

27



28



29

Fischer in Jena.

Lichtdruck von J. B. Obernetter, München.

G. Pätz'sche Buchdruckerei
LIPPERT & Co. G. m. b. H.,
::: Naumburg a. d. S. :::